АКАДЕМИЯ НАУК СССР
НАУЧНО-ПОПУЛЯРНАЯ СЕРИЯ

Л. Д. Лиознер

Восстановление утраченных органов





АКАДЕМИЯ НАУК СССР
Научно-популярная серия

Л. Д. Лиознер

Восстановление утраченных органов

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
Москва 1962

Книга посвящена одному из замечательных свойств живых существ — способности образовывать новые органы взамен удаленных или поврежденных. Автор показывает ошибочность укоренившихся представлений об исключительной способности низших животных к восстановительным процессам и об отсутствии ее у высокоорганизованных организмов. Он рисует широкие перспективы, открывающиеся перед учеными по мере овладения законами, управляющими восстановительными процессами.

ОПЕЧАТКИ

Стр.	Строка	Напечатано	Должно быть
29	4 св.	опособность	способность
122	14 сн.	вод, однако, неправилен: так	вод, что яичник, почка и другие
130	8 сн.	печения	печени

ОГЛАВЛЕНИЕ

Глава I

ВОССТАНОВИТЕЛЬНЫЕ ПРОЦЕССЫ И ИХ ЗНАЧЕНИЕ

Целесообразность строения живых существ, их удивительная приспособленность к окружающей среде издавна вызывали удивление и привлекали внимание как неискушенных наблюдателей, так и ученых различных специальностей. В трудах Дарвина и его последователей эта целесообразность получила научное объяснение. Вопреки религиозным учениям было доказано, что она не является плодом замысла всемогущего разумного существа, то есть бога, а возникла исторически, в процессе длительного развития, постепенного преобразования живых существ, которое является результатом гибели недостаточно приспособленных и выживания тех из них, которые имели какие-то преимущества в борьбе за существование.

Каждая из многочисленных систем органов (нервная, пищеварительная, дыхательная и т. д.), которая имеется у растений или животных и которая обеспечивает сохранение их жизни, заслуживает самого пристального внимания и изучения.

Независимо от того, какая система органов рассматривается, закономерности ее работы составляют увлекательный предмет исследования, которым занимаются армии ученых, и который не исчерпан еще до сих пор.

Функцию органов, обеспечивающих существование организмов, давно уже считают примером замечательной особенности живых существ. Поэтому вполне оправдано сравнение их со сложно устроенной машиной. Однако этим не исчерпываются удивительные свойства организмов.

Наиболее поразительным из них можно считать тот факт, что организм со всем его сложным устройством

возникает из относительно простого исходного материала. Всякое живое существо развивается, как правило, из комочка протоплазмы (одной или нескольких клеток), в строении которого нельзя уловить никакого сходства с будущим взрослым организмом. Поэтому ни одна из сторон жизнедеятельности организмов не кажется столь таинственной и непонятной, как процесс развития. Когда из оплодотворенного яйца, например лягушки или курицы, в течение нескольких дней образуется зародыш и можно легко наблюдать формирование различных органов, мы стремимся разгадать, что же здесь происходит, чем вызывается эта быстрая смена форм, которой характеризуется развитие организмов в течение жизни или, как его называют, индивидуальное развитие (онтогенез).

Внешняя сторона этого процесса выявляется относительно легко. Например, наблюдая за развитием икры лягушки, можно в основных чертах ознакомиться с образованием взрослого организма — лягушки из оплодотворенного яйца, которое представляет собой одну клетку.

Даже невооруженным глазом, а тем более с помощью лупы хорошо заметно, как икринка делится на части (шары дробления или бластомеры), число их увеличивается. В результате возникает полый шар, состоящий из большого числа отдельных клеток. Затем этот шар вытягивается в длину, часть его клеток впячивается внутрь, образуется сначала двуслойный, а затем и многослойный зародыш. На одном конце такого зародыша постепенно начинают формироваться голова, на другом — хвост. В конечном счете развивается головастик с длинным хвостом, большим животом, с лапками в виде небольших бугорков, с роговым клювом. На этом, однако, развитие не останавливается. Происходит поистине удивительное преобразование животного, напоминающее сказочные превращения. У головастика исчезают (рассасываются) хвост и жабры, вырастают конечности, отпадают роговые челюсти, он начинает дышать легкими. Изменения затрагивают все системы органов. В результате такого превращения (метаморфоза) из головастика развивается лягушка.

Конечно, изменения, происходящие при развитии головастика, не ограничиваются внешними признаками,

они затрагивают и внутреннее строение. Так, мы видели, что шар, состоящий из клеток, преобразуется в многослойный зародыш. В этом зародыше закладываются различные системы органов: нервная, мышечная и т. д. Одновременно с образованием головы и хвоста идет рассасывание жабр и отпадают роговые челюсти, наблюдается интенсивный процесс формирования и развития новых внутренних органов.

Все же развитие не исчерпывается изменением органов. Наряду с развитием и формированием органов происходит также развитие тканей. Так, в растущей и развивающейся ноге головастика, превращающегося в лягушку, образуются скелет, мышцы, сухожилия. Каждая из этих частей конечности состоит из ряда тканей: эпителиальной или покровной, костной, хрящевой, мышечной, соединительной. Образование органов, таким образом, не только включает их внешнее формирование; органы приобретают определенное тонкое внутреннее строение, что выражается в возникновении тканей с характерным строением и функцией.

В основе преобразования органов, наблюдаемого в процессе развития, лежат разнообразные изменения их составных частей — клеток. Эти изменения заключаются в перемещении клеток в различных направлениях в их размножении, происходящем путем деления, в специализации или, как ее называют, дифференцировании (возникновение костных, мышечных, нервных и других клеток), в увеличении размеров и, наконец, в гибели клеток.

Последнее явление обычно связано с заменой погибших клеток другими. Однако это наблюдается не всегда: на примере рассасывания хвоста головастика можно было видеть, что клетки погибают, не замещаясь другими.

Мы говорим преимущественно о клеточных изменениях, так как клетки составляют основные элементы организма, но следует учитывать также наличие различных межклеточных структур и веществ, приводящих к увеличению размеров органов, а также так называемых надклеточных структур, представляющих собой комплексы клеток, объединенные в единое целое, например мышечные волокна. Кроме того, клетки объединяются в структурные единицы органов, например, дольки печени, альвеолы легкого, нефроны почки.

Процесс дифференцирования органов можно показать на примере развития конечностей у головастика (рис. 1). Сначала конечности представляют собой бугорки, состоящие из эпителия и находящейся под ним рыхлой ткани. По мере развития конечностей они не только вытягиваются в длину, но на концах их начинают появляться пальцы. Внутри конечностей образуются также различные части, создающие основу будущего органа: кости,

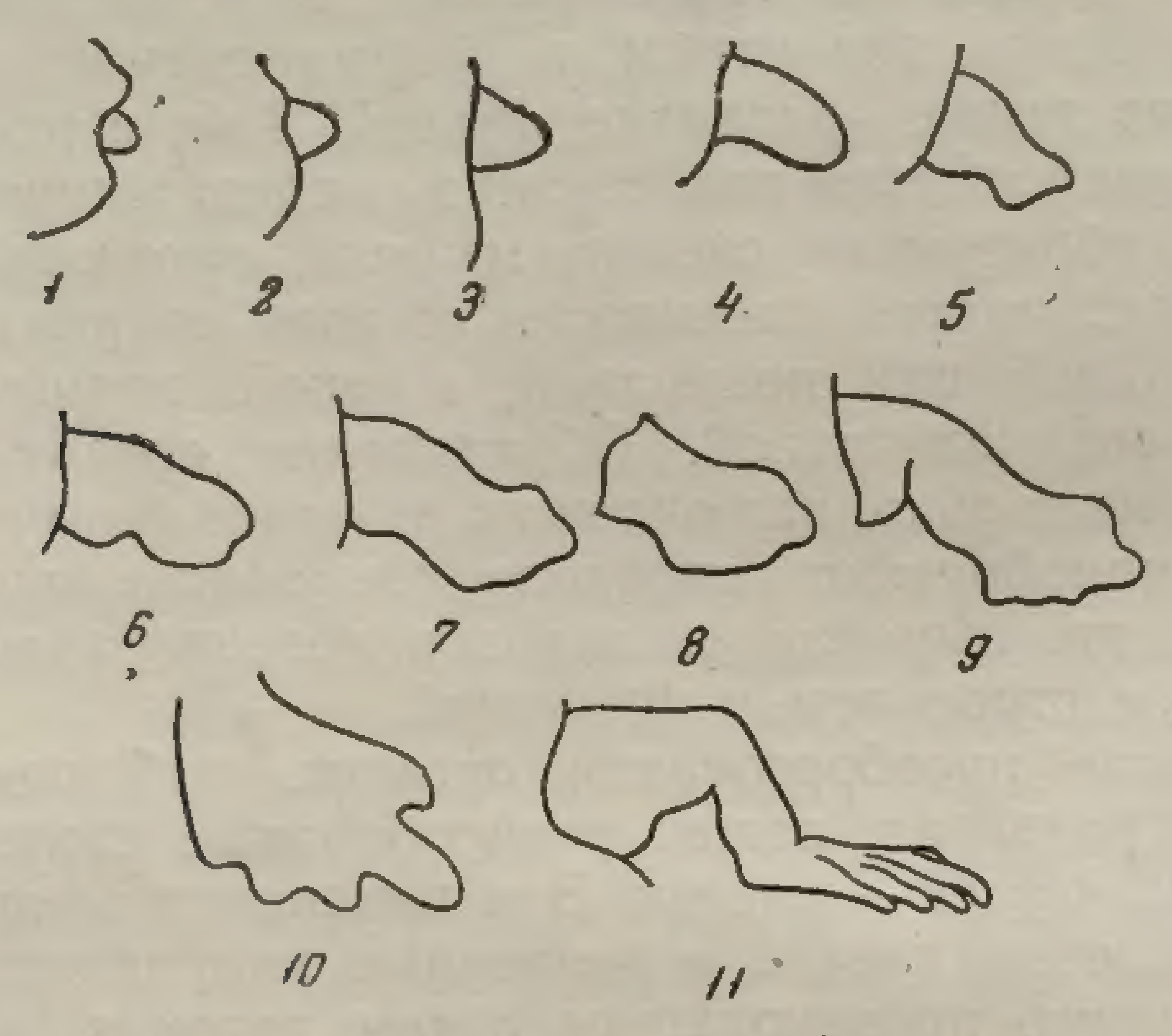


Рис. 1. Последовательные стадии (1—11) процесса развития конечности у головастика

мышцы, суставы, сосуды и нервы. Клетки, участвующие в образовании частей конечности, приобретают определенное строение. При этом наблюдается и развитие межклеточного вещества, например в скелете. Таким образом, процесс усложнения строения органа, приобретения им различных частей, состоящих из клеток со специфическими свойствами, представляет хороший пример дифференцирования.

У разных организмов скорость развития и сложность строения органов, образующихся в ходе этого процесса, естественно, неодинаковы. В некоторых случаях (например при превращении головастика в лягушку или куколки в бабочку) развитие протекает с такой быстротой, выявляет такую резкую смену форм, что предвзято настроенному человеку может показаться, что оно является ре-

зультатом действия какого-то таинственного управляющего им агента. Недаром до самого последнего времени на Западе не прекращаются попытки воскресить витализм, т. е. учение о том, что жизненными явлениями, в частности явлениями развития, управляет некая непознаваемая жизненная сила. Однако, чем дальше вперед продвигается наука, тем слабее становятся позиции этого реакционного учения. Успехи науки помогают установить характерные закономерности развития, показывают, какие процессы лежат в основе развития, составляют наиболее существенную его сторону. Наконец, до известной степени удается уже управлять процессами развития.

Так, значительный прогресс достигнут в области эндокринологии, учения о железах внутренней секреции. Выделения этих желез — гормоны, в ряде случаев получены в чистом виде и изготовляются в промышленном масштабе. Вводя в организм соответствующие гормоны или, наоборот, вещества, тормозящие выделение гормонов, можно влиять на процессы развития. Например, показано, что гормон щитовидной железы резко ускоряет превращение головастика в лягушку. Гормоны используются для лечения нарушений развития у человека: недоразвитости, карликового роста, гигантизма и т. д. Таким образом, наука наглядно показывает, что учение о таинственности или непознаваемости сил, управляющих развитием, не выдерживает критики и, будучи орудием в руках церкви, только мешает дальнейшему прогрессу знаний.

В настоящее время витализм отвергнут передовыми учеными и его существование поддерживается лишь в некоторых капиталистических странах ввиду тесной связи этого учения с религией.

Мы привели выше пример, когда развитие протекает быстро и легко доступно для наблюдения. Во многих других случаях оно протекает значительно медленнее, особенно у высокоорганизованных животных, и бывает скрыто от взора наблюдателя, например, когда оно происходит внутри материнского организма. Как бы, однако, ни протекало развитие, сущность его не меняется: оно приводит к образованию нового взрослого организма, способного к самостоятельному существованию в окружающей его среде.

Для того, чтобы вид не вымирал, организмы должны обладать способностью к размножению. Понятно поэтому, что возникновение организмов на земле было неизбежно связано с наличием у них способности к размножению. Следовательно, размножение входит в число основных жизненных свойств. Внимательный разбор сущности размножения показывает, что этот процесс сводится к отделению от организма какой-либо его части, преимущественно одной клетки, которая начинает развиваться и превращаться постепенно в новый организм. Исходный организм называют материнским, а вновь возникающий — дочерним. При половом размножении начало новому организму дают два — материнский и отцовский, от каждого из которых отделяется по клетке, сливающихся затем в одну, образующую зачаток нового организма. Какими бы сложными ни казались порой способы размножения, с какими бы тончайшими приспособлениями они ни были связаны, сущность размножения остается всегда одинаковой. От организма обособляется часть — зародыш нового организма. Последний не может возникнуть сразу в готовом виде, в своем взрослом состоянии: он должен развиться. Исходным материалом развития — зародышем может явиться, следовательно, только часть материнского организма, отделяющаяся от него, чаще всего специально для этого предназначенная, иногда же неспециализированная, т. е. почти любая часть организма. Она может состоять из одной клетки или целого комплекса клеток.

Таким образом, развитие — это один из процессов, в которых проявляется способность организмов к размножению. Без развития размножение не может осуществляться, так как оно составляет необходимую его часть. Уже в силу этого развитие не представляет собой ничего таинственного.

Действительно, развитие, рассматриваемое как определенный этап процесса размножения организмов, оказывается таким же необходимым для них свойством, как и все другие их функции, без которых они не могут существовать. Развитие нуждается, конечно, в тщательном анализе, который позволит раскрыть его сущность, так же, впрочем, как и остальных функций организма, например дыхания. Вместе с тем явления развития не теряют своего интереса при их изучении в таком направ-

лении, только значение их оказывается правильно понятым.

Процесс отделения от организма значительной его части и развитие последней в новый организм нередко наблюдается при бесполом размножении, например при делении или почковании. Так, одноклеточные животные — инфузории туфельки — делятся время от времени на две части в поперечном направлении. Половинки инфузории расходятся в разные стороны и из них развиваются новые инфузории. У гидры на боковой поверхности тела появляется бугорок — почка, который растет, преобразуется в маленькую гидру, последняя отделяется от матери и начинает вести самостоятельную жизнь.

Половой способ размножения наиболее распространен. Несмотря на известное своеобразие полового размножения, связанного с наличием двух родительских организмов, все, что было выше сказано о размножении вообще, целиком относится и к половому размножению, когда от каждого из родительских организмов отделяется часть, которая участвует в образовании нового организма. И при половом, и при бесполом размножении новый организм развивается в конечном счете из единого зачатка, и в этом отношении принципиальных различий между способами развития при половом и бесполом видах размножения не существует.

У высших организмов и у многих низших явления развития можно подразделить на относящиеся к более раннему периоду жизни — эмбриональному и к более позднему — постэмбриональному. В первом периоде зародыш находится или в материнском организме или в окружающей среде, чаще всего в специальных зародышевых оболочках: во втором он представляет собой личинку или неокончательно сформированный организм, который по своему развитию близок к взрослому состоянию. Более резко выражены процессы развития в эмбриональном периоде. В это время складываются основные черты организации, развитие протекает быстрее, зародыш испытывает резкие превращения.

В период постэмбрионального развития у некоторых организмов также происходят быстрые изменения, но это наблюдается главным образом в связи с превращением личинки во взрослый организм, как было выше показа-

но на примере головастика. В остальных случаях постэмбриональное развитие характеризуется преимущественно ростом организма, а также развитием разнообразных признаков, свойственных взрослому состоянию.

Оба указанных вида развития, эмбриональное и постэмбриональное, не являются все же единственными, которые заслуживают внимания исследователя. Есть явления развития менее изученные, менее известные, они нередко вызывают недоумение ученых. Если значение развития зародыша, превращения его во взрослый организм в общем ясно, то этого нельзя сказать о других видах развития. Их сущность остается иногда малопонятной и они ждут более внимательного изучения.

Кроме развития организма, которое может быть обозначено как первичное развитие, имеется еще вторичное развитие. Оно охватывает в первую очередь разнообразные восстановительные процессы, происходящие в организме при тех или иных обстоятельствах. Если при первичном развитии возникают различные новые органы зародыша, то при восстановительных процессах также развиваются органы, только такие, которые обычно уже существовали ранее, но претерпели разрушение или были насильственно отторгнуты в результате травмы. Поэтому такое развитие и называется вторичным. Оно включает восстановление утраченного, например части органа. Эта категория процессов развития гораздо более распространена, чем это кажется на первый взгляд.

Поэтому, прежде чем перейти к описанию явлений регенерации органов после повреждения, составляющих основной предмет этой книги, необходимо дать общую характеристику восстановительных процессов. Это поможет понять, к каким процессам развития ближе всего стоят явления регенерации, и лучше оценить их общее значение.

Нельзя, конечно, сказать, что все восстановительные процессы мало изучены и не привлекали до сих пор внимания исследователей. Некоторые из них известны с незапамятных времен и описание их приводится во многих книгах. Укажем, например, на явление регенерации, т. е. на развитие органов заново после их ампутации или повреждения, которое наносится самим животным. Еще в древности было известно, что ящерица, схваченная за хвост, убегает, оставив кончик хвоста в руках преследо-

вателя. В дальнейшем недостающая часть хвоста отрастает заново. Нередко можно встретить ящериц, у которых вырос новый кончик хвоста, о чем легко судить по несколько иной его окраске и расположению чешуй. Часто находят также раков или крабов, у которых отрасли заново отломанные клешни. Эти клешни также несколько отличаются по виду от старых.

С процессами регенерации давно уже сталкивались также у высокоорганизованных животных и человека. Например, хорошо известно из повседневной практики, что переломы костей в большинстве случаев срастаются, причем на месте повреждения образуется новый участок кости.

Явления регенерации стали широко известны в середине XVIII столетия, когда швейцарский ученый Трамбле обнаружил их у пресноводной гидры, представителя кишечнополостных животных, широко распространенных в наших пресных водоемах.

Гидра — небольшое животное длиной около 0,5 см, на одном конце ее тела находится подошва, которой она прикрепляется к водным растениям, а на другом — окруженный длинными щупальцами, ведущий в пищеварительную полость рот. Посредством щупалец, снабженных батареями особых крапивных или стрекательных клеток, гидра захватывает добычу — небольших рачков или других мелких животных. Трамбле установил, что гидра обладает поразительной регенерационной способностью, в результате чего она и получила свое название, по аналогии с мифической лернейской гидрой, которая восстанавливала голову каждый раз, как ее отрубали. Можно обезглавить гидру, ампутируя ее верхний конец — ротовой конус со щупальцами, и он образуется заново. Если разрезать гидру вдоль на две половины, то из каждой из них восстанавливается целая гидра и т. д. Разрезая гидру на части, удается увеличивать число гидр, т. е. вызывать искусственное размножение, так как каждая часть преобразуется в целую гидру (рис. 2). Неудивительно, что опыты Трамбле привлекли всеобщее внимание, стали сенсацией в науке и значительно способствовали возникновению интереса к изучению регенерации. Опыты по регенерации начали ставить на новых животных, отличающихся друг от друга по своей организации. Так, швейцарский ученый Бонне в середине XVIII столетия установил, что

некоторые из кольчатых червей мало чем уступают гидре по регенерационной способности (рис. 3). Этих червей можно разрезать на несколько частей и из каждой части разовьется заново, т. е. регенерирует, целый червь. Значительная регенерационная способность была обнаружена Бонне и итальянским ученым Спалланцани у позвоночных животных — хвостатых и бесхвостых земноводных.

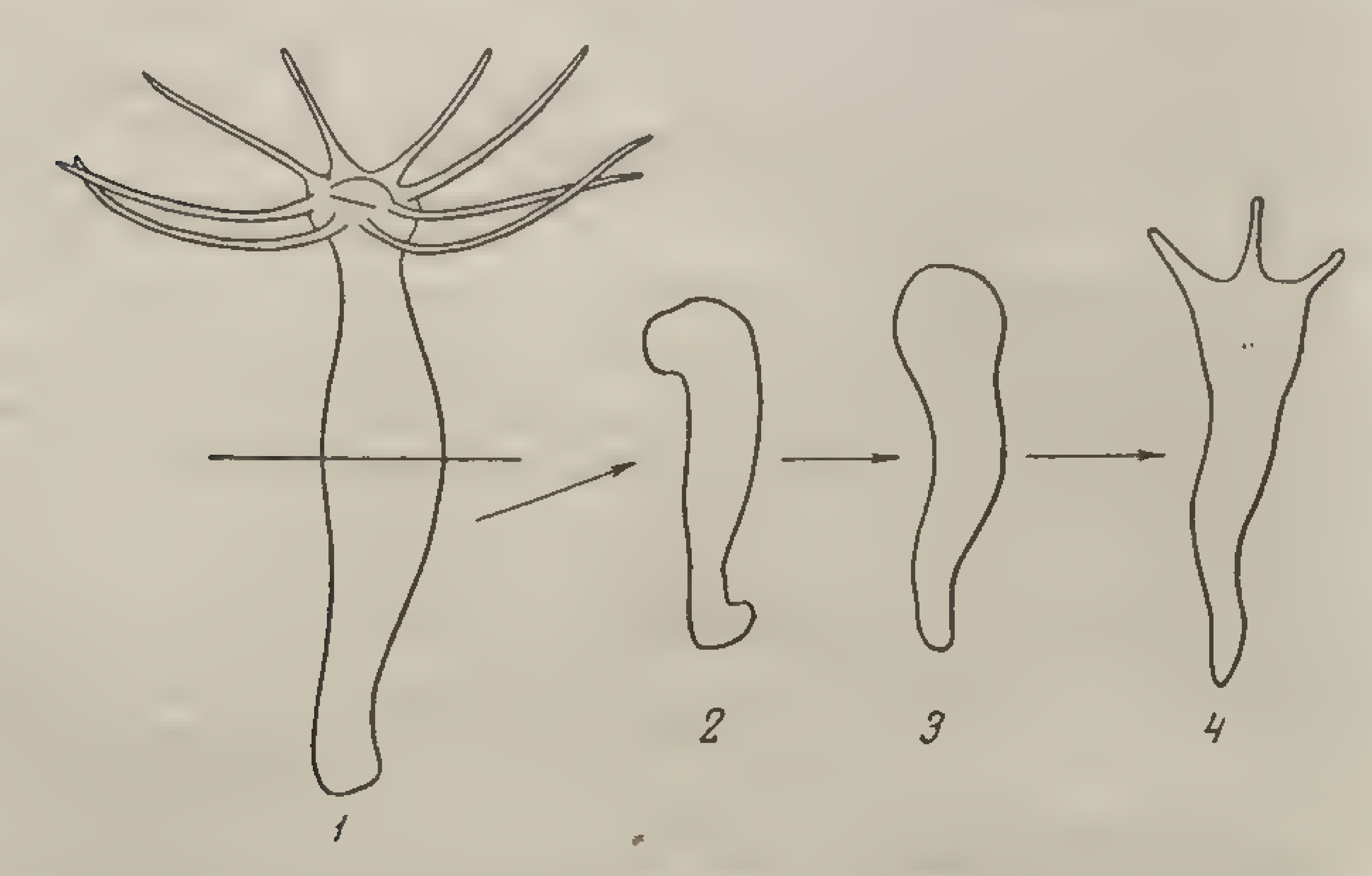


Рис. 2. Регенерация гидры

1 — схема ампутации, 2, 3, 4 — последовательные стадии образования верхнего конца тела со щупальцами из нижней части гидры (по Трамбле). Здесь и на всех последующих рисунках горизонтальной чертой обозначен уровень ампутации. Стрелочка показывает в сторону регенерировавшего организма или органа

Так у тритонов, которые в большом числе встречаются весной в наших прудах и глубоких канавах, ампутированные лапки и хвост развиваются заново, и эти регенерировавшие органы не отличаются в общем от тех, которые были у них раньше (рис. 4). Такой же способностью обладают головастики лягушек.

Если у головастика ампутировать лапку, когда она еще мала и на ней только недавно образовались пальчики, то в течение примерно недели разовьется новая лапка. Ампутированный кончик хвоста также отрастает заново.

Постепенно опыты по регенерации стали проводить во все большем масштабе. Были изучены представители всех крупных групп животных, причем наблюдали за зародышами (на различных стадиях развития), у которых удаляли те или иные органы, и за взрослыми животными. Оказалось, что в зависимости от возраста животного его регенерационная способность может сильно изменяться.

Учение о регенерации составило обширную главу более общего учения о развитии (онтогенетики). Занимаясь разработкой исследований в этом направлении, ученые выяснили, как протекает регенерационный процесс у отдельных видов животных, какие клеточные элементы в нем участвуют, какие условия влияют на осуществление и скорость течения регенерации.

Рассмотренный вид восстановления носит название репаративной или посттравматической регенерации, т. е. регенерации, наступающей после повреждения.

Очень близок к репаративной регенерации тот вид восстановительных процессов, который получил название «компенсаторной гипертрофии». Ее сущность сводится к тому, что в ответ на удаление одного из парных органов оставшийся увеличивается в размерах или, как говорят, гипертрофируется.

Рис. 3. Регенерация кольчатого червя

А — регенерация головного и хвостового концов из средней части тела; Б — передний конец тела червя с регенерирующим задним концом. Вновь образованные части отличаются меньшей величиной регенерировавших сегментов (по Бонне)

Например, после удаления у млекопитающих одной из почек парная почка значительно увеличивается. Это увеличение зависит от того, что возрастает число и размеры клеток, входящих в состав органа. В результате этого становятся больше и структурные единицы почки — нефроны, т. е. клубочки и канальцы. При компенсаторной гипертрофии

в отличие от регенерации на повреждение реагирует не тот орган, который непосредственно подвергается воздействию, а парный, находящийся в обычном состоянии или, как



Рис. 4. Регенерация передней конечности у тритона

1—8 — последовательные стадии регенерации; 9 и 10 — срезы через регенерировавшую конечность на стадии образования пальцев

говорят, интактный. Увеличиваясь в размерах, он компенсирует утрату тканей в парном органе, вызванную повреждением. Таким образом, компенсаторная гипертрофия заключается в дальнейшем развитии неповрежденного органа. Это развитие является, следовательно, реакцией на удаление определенного количества ткани.

Компенсаторная гипертрофия касается, собственно, не только парных органов, мы взяли этот пример как наиболее простой. Ее можно наблюдать также на примере множественных органов. Например, при удалении одного из лимфатических узлов удается наблюдать увеличение не только парного, но и некоторых других узлов. Удаление селезенки также ведет к компенсаторному увеличе-

нию лимфатических узлов. Характерной особенностью компенсаторной гипертрофии можно считать то, что она возникает внутри определенной системы органов, имеющих одинаковое строение, и является ответом одного из них на удаление другого или других, входящих в эту же систему и обладающих таким же строением. Таким образом, при компенсаторной гипертрофии происходит возмещение удаленной ткани за счет дополнительного развития соответствующей ткани в составе однотипных органов.

Интересный пример гипертрофии можно наблюдать на некоторых рачках, обладающих клешнями неодинаковых размеров: большой и маленькой. Если у такого рачка отрезать большую клешню, то вместо нее регенерирует маленькая, а противоположная, не затронутая повреждением маленькая клешня, гипертрофируется и становится большой. Таким образом, большая и маленькая клешни как бы меняются своими местами.

До сих пор при описании восстановления мы считали, что оно возникает в ответ на хирургическое удаление органа или его части. Однако такое ограничение понятия восстановления недостаточно оправдано. Очень распространены в организме восстановительные процессы, наступающие в ответ на повреждение органов, которое было вызвано не хирургическим вмешательством или травмой, а неблагоприятными условиями внешней среды. Такого рода воздействия на организм, как известно, очень распространены, и поэтому способность организма отвечать на них имеет большое значение. Трудно даже перечислить все факторы, изменение которых может пагубно отразиться на организме. Сюда относятся и колебания температуры, выходящие за пределы нормы, вплоть до температур, вызывающих ожоги или обморожения, и недостаток или избыток кислорода, и ненормальное атмосферное давление и т. д. Важным фактором являются, особенно в последнее время, различные лучевые воздействия, например, ионизирующее излучение. Не менее важно и химическое действие разнообразных вредных для организма веществ. При всех такого рода воздействиях наблюдается более или менее обширное разрушение частей организма или отдельных клеточных комплексов, после чего наступает восстановление, образование недостающих частей заново.

По существу, к той же категории восстановительных процессов относится восстановление, наступающее после голодания. Однако обычно его выделяют в особую категорию, так как оно довольно хорошо изучено и наблюдается часто. Многочисленными исследованиями показано, что животные могут длительное время голодать, не умирая, если они получают в это время воду. За время голодания животные сильно убывают в весе. Это объясняется постепенным разрушением их тканей. Процессы разрушения затрагивают разные органы в различной степени, они наблюдаются во всех тканях. При длительном голодании разрушение или атрофия, т. е. уменьшение размеров органов, может быть очень сильно выражены.

Если голодающее животное начать откармливать, то начинается восстановление поврежденных органов. Это восстановление может быть довольно совершенным, если голодание не зашло слишком далеко и удается сохранить жизнь животного.

Голодание может быть не полным, а связанным с лишением определенных составных частей пищи, например белков. В таких случаях говорят о неполном или белковом голодании. У животных, находящихся на безбелковом или малобелковом питании, также обнаруживаются в органах процессы разрушения. Они исчезают при переводе животного на полноценное питание. Нарушения нормального состояния органов и возникновение разрушительных процессов обнаруживается при недостатке в пище многих веществ, например, определенных солей, витаминов. Включение в пищу всех необходимых составных частей приводит к последующему восстановлению.

Большое значение имеют для организма восстановительные процессы, наступающие вслед за разрушением тканей, вызванным различными заболеваниями. Поражения органов в виду большого количества заболеваний, могут быть самыми разнообразными. Все эти поражения характеризуются в той или иной мере разрушением, гибелью части органа. Так, например, при брюшном тифе в слизистой оболочке кишечника возникают язвы. Хорошо известно, что при язвенной болезни имеются язвы кишечника. Разрушение ткани печени наблюдается при различных ее заболеваниях: циррозах, атрофиях и т. д. Иногда масса погибающей ткани печени бывает очень

велика. Ее разрушение наблюдается и при паразитарных заболеваниях, например эхинококке печени.

Исключительную роль в жизни людей играют заболевания сердечно-сосудистых путей, такие, как инфаркт миокарда, атеросклероз и т. д. Кроме того, надо иметь в виду, что при любом инфекционном заболевании, а они достаточно часты, в той или иной степени наблюдается разрушение тканей. Все перечисленные нарушения, вызываемые заболеваниями, имеют своим следствием восстановление, если, разумеется, они не приводят к смерти организма. Конечно, восстановление исходного состояния организма после выздоровления далеко не всегда бывает полным, очень часто после болезни наступает устойчивое нарушение функции пораженного органа. Однако в какой-то мере восстановление всегда происходит, и оно, хотя бы частично, ликвидирует последствия повреждения. Так, известно, например, что язвы кишечника могут заживать, и функция его полностью восстанавливается. Давно обнаружено восстановление мышц после атрофии, вызванной различными тяжелыми заболеваниями. Известно также восстановление ткани печени после некоторых заболеваний и т. д.

Естественно, что описываемый вид восстановления, наступающий после разрушений, вызванных заболеваниями, представляет чрезвычайно большой интерес, так как разнообразные заболевания гораздо больше распространены, чем травматические повреждения.

Хотя здесь уже был вкратце упомянут довольно обширный круг разнообразных восстановительных процессов, однако список их еще не исчерпан. Нами не упоминалась еще одна очень важная категория восстановительных процессов. Этот вид восстановления стали изучать сравнительно недавно, с конца XIX столетия. Трудность его изучения заключается в том, что во многих случаях описываемые восстановительные процессы протекают незаметным образом, как бы скрыты от взора наблюдателя. Для этого вида восстановления характерно отсутствие явного повреждения. Лишь тщательное изучение и применение различных сложных методов позволяет обнаружить гибель клеток, которая часто происходит постепенно; погибающие клетки разбросаны в небольшом числе на всем протяжении органа, поэтому уловить нарушения трудно. Эти особенности гибели клеток как бы

маскируют повреждение, делают его малозаметным. Восстановление, о котором идет речь, носит название физиологической регенерации, так как оно происходит в нормально функционирующих органах, в процессе их обычной жизнедеятельности. Примером физиологической регенерации может служить восстановление эпителиального слоя кожного покрова. Как известно, самый поверхностный слой эпидермиса животных состоит из погибших, ороговевших клеток. Эти клетки время от времени слущиваются, сбрасываются с поверхности кожи. На смену им приходят новые клетки из глубоких слоев кожи, которые затем в свою очередь подвергаются ороговению и гибели. Пополнение запаса клеток в глубоких слоях кожи обеспечивается их усиленным размножением. Таким образом, кожа только внешне представляет собой устойчивый неизменяющийся орган. На самом же деле в ней все время происходит движение, через нее проходят потоки клеток, т. е. кожа является своего рода «текучим органом». Поскольку в коже непрерывно происходит перемещение и развитие клеток, можно сказать, что она находится в состоянии подвижного равновесия. Кожа все время обновляется, но поскольку пополнение происходит так же быстро, как и убыль, то изменения оказываются незаметными; создается представление, что орган не изменяется.

В отношении химического состава организма в настоящее время также установлено, что он постоянно обновляется. Применение метода меченых атомов, позволяющего проследить за судьбой отдельных частиц вещества, изменило прежнее представление об устойчивости веществ, входящих в состав организмов, и оно уступило место современному представлению о чрезвычайной динамичности процессов, происходящих в организме, о постоянном обновлении их химического состава, даже таких плотных веществ, как хрящ и кость. Теперь известно, что кальций и фосфор кости полностью обновляются в течение нескольких дней. Процессы обмена веществ стали представлять себе гораздо более всеобъемлющими и интенсивными.

Явления обновления клеток менее известны, чем соответствующие изменения химического состава, но они все больше и больше получают признание. Сейчас мы располагаем данными о клеточном обновлении в отношении большинства органов и лишь некоторые из них до сих

пор признаются устойчивыми, неизменяющимися в течение всего периода существования взрослого организма. К таким органам относят нервную систему и мышцы. Однако за последнее время нашли подтверждение взгляды, согласно которым и мышцы, и нервная система также испытывают процессы обновления, но последние протекают своеобразно.

Как бы там ни было, несомненно, что в большинстве органов происходит интенсивное обновление, клеточный состав их меняется подобно тому, как это было показано выше на примере кожи. Скорость процесса обновления в различных органах неодинакова. В эпидермисе кожи млекопитающих все клетки заменяются новыми примерно в течение трех дней. За этот период, следовательно, кожный эпителий полностью обновляется. В некоторых органах обновление протекает еще быстрее, например, в слизистой кишечника млекопитающих все клетки сменяются в течение суток, в костном мозге, образование новых клеток, сменяющих старые, может идти еще более быстрыми темпами. Наряду с этим в других органах обновление протекает относительно медленно. Так, клетки соединительной ткани, хряща, кости оказываются значительно долговечнее.

Таким образом, даже во взрослом организме, где процессы развития казалось бы уже закончились, они все же все время продолжают совершаться, хотя вредные воздействия отсутствуют и никакой травмы не наносится.

Физиологическая регенерация характеризуется разрушением тканей и их обновлением. Это значит, что в функционирующих органах постепенно, с различной скоростью происходит гибель клеток и образование новых из сохранившихся. Особенность физиологической регенерации заключается в том, что она не нарушает работы органов. Она протекает таким образом, что в каждый данный момент строение органа не изменяется, и в то же время внутри органа происходит постепенное его обновление.

Чем же вызывается гибель клеток внутри органов, возмещаемая в результате физиологической регенерации? Ведь она наступает, несмотря на отсутствие специального повреждающего воздействия.

Поскольку нет внешнего повреждения, а клетки постепенно погибают, то очевидно, источник повреждения

заключен внутри самого организма. Не нужно думать, что это какой-то чисто внутренний фактор, независимый от внешней среды. Гибель клеток при физиологической регенерации происходит в результате процесса нормальной жизнедеятельности и, следовательно, зависит в какой-то мере от определенных условий среды, к которым приспособлен тот или иной организм.

Оказалось, что развитие, дифференцирование клеток, необходимое для выполнения органом определенной функции, приводит нередко к разрушению этих клеток. В ряде случаев в этом легко убедиться. Так, в некоторых органах функция неизбежно вызывает гибель клеток. В сальных, слизистых железах клетки погибают, образуя вещество, которое выделяют эти железы, т. е. их секрет. В кишечнике эпителий слизистой оболочки слущивается и является источником ферментов кишечного сока, так как по последним данным в клетках кишечного эпителия содержится большое количество ферментов. Красные кровяные шарики, приспособившиеся к переносу кислорода, являются неполноценными клетками, они относительно быстро погибают. Правда, не все клетки испытывают такое быстрое развитие и гибель. В некоторых (например нервных клетках) специализация не ведет к немедленному разрушению и гибели. Тем не менее можно думать, что процесс жизнедеятельности постепенно вызывает изнашивание и гибель большинства клеток. В известной мере судьба отдельных клеток, входящих в состав органов, может быть сравнена с судьбой целых организмов. Как организмы, развиваясь, постепенно начинают стареть и неизбежно умирают, так и их составные элементы — клетки с течением времени изнашиваются и погибают. Различие заключается, в частности, в том, что срок жизни клеток, как правило, меньше срока жизни организма и для нормального функционирования последнего необходимо их обновление. Таким образом, причиной физиологической регенерации, ее движущей силой является разрушение клеток в результате нормального процесса развития, их жизнедеятельности. На смену погибающим элементам органов образуются новые и таким образом процессы вторичного развития не иссякают в организме.

Имеется одна, несколько своеобразная категория процессов физиологической регенерации, которую также

надо иметь в виду. Они отличаются от других своей цикличностью, т. е. периодической повторяемостью. Известно, например, что у ряда животных наступают сезонные изменения, которые носят характер разрушения или отторжения и сопровождаются последующим восстановлением. Сюда относится линька у птиц и млекопитающих, т. е. выпадение волос или перьев и последующее их отрастание. У самок млекопитающих наблюдают регулярно повторяющиеся изменения в половых органах, которые также носят характер отторжения элементов слизистой и последующего ее восстановления.

Подводя итоги всему вышеизложенному, можно дать следующую примерную классификацию восстановительных процессов:

1. Репаративная регенерация после механической травмы, или посттравматическая регенерация.
2. Компенсаторная гипертрофия.
3. Репаративная регенерация после воздействия неблагоприятных условий внешней среды: ядовитых веществ, ожогов, обморожений, лучевых воздействий.
4. Восстановление после голодания.
5. Восстановление после разрушений, вызванных заболеванием.
6. Физиологическая регенерация.

Наша классификация требует следующего пояснения. Когда мы говорим о восстановлении, то отнюдь не думаем, что орган всегда образуется заново в первоначальном виде или полностью возвращается к исходному состоянию, т. е., что происходит восстановление в полном смысле этого слова. Нередко такое совершенное восстановление действительно осуществляется, но это происходит далеко не всегда. По большей части исследователям приходится иметь дело с частичным или неполным восстановлением, когда наблюдается лишь известное приближение к норме. Степень такого приближения может быть очень различна и иногда ее не легко оценить. Во всяком случае необходимо всегда указывать, в какой мере произошло восстановление.

Перечень восстановительных процессов не претендует на исчерпывающую полноту. Существвет много различных классификаций этих процессов. Наша задача — лишь показать, что они многообразны и широко распространены в мире животных.

Приведенными выше примерами мы хотели показать, как велико значение восстановительных процессов, какое существенное место занимают они в организме. На это часто не обращают внимания, и тогда как процессы первичного развития всем хорошо известны, процессы вторичного развития или восстановления остаются зачастую в тени.

Между тем совершенно очевидно, что востановительные процессы в силу исключительной важности нуждаются в тщательном изучении. С течением времени роль их в биологии и медицине все увеличивается. Так, в наши дни значительно возросло число оперативных вмешательств, так как колоссальный прогресс хирургии позволяет производить операции, о которых раньше нельзя было и думать, например, удаление легкого, большей части печени, почек и т. д. В последнее время значение восстановительных процессов еще больше возросло, так как возникло много новых повреждающих факторов (различные излучения, новые химические вещества) и в связи с ростом индустриализации увеличилась роль различных вредных факторов в жизни человечества. Все это накладывает на ученых обязанность детально ознакомиться с воздействиями, вызывающими разрушение тканей, и процессами, за счет которых происходит восстановление.

Особенное значение приобретает изучение восстановительных процессов для различных областей медицины. В задачу врача входит усиление восстановительных процессов, происходящих после заболеваний, или создание таких условий, которые обеспечили бы протекание восстановления в случаях, когда оно отсутствует. Так, например, нередко врачу приходится сталкиваться с вялым течением заживления ран различных органов; тогда необходимо вмешательство извне.

Следует помнить, что течение восстановления не всегда носит одинаковый характер. В некоторых случаях развитие, лежащее в основе восстановления, хорошо выражено, затрагивает большие участки организма и проявляется в образовании целого комплекса органов. Оно близко по его характеру к эмбриональному развитию. Иногда процессы развития имеют более ограниченные масштабы. Они проявляются в образовании части органа или даже нескольких клеток. Например, при физиоло-

гической регенерации, как правило, гибнут отдельные клетки и вместо них образуются новые. Другое ограничение развития может заключаться в том, что будут наблюдаться только процессы роста, тогда как дифференцирование клеток отойдет на задний план. Как бы там ни было, если взамен погибших элементов возникнут новые, этот процесс можно рассматривать как развитие, имеющее восстановительный характер. Нельзя не обратить внимание на слабую изученность восстановительных процессов, на совершенно недостаточные усилия, которые уделяются их изучению.

Отсюда вытекает трудность освещения многих вопросов, касающихся регенерации. Если эмбриональное и постэмбриональное развитие организмов изучены довольно детально, то в отношении восстановительных процессов многое еще остается неясным.

Как возникли эти процессы в ходе эволюции живых существ, каково их общее значение? На такие вопросы исследователи отвечают по-разному, и по этому поводу ведутся дискуссии. Каковы закономерности изменения восстановительной способности в ходе индивидуального развития организмов и их эволюции? Эти вопросы также остаются неясными. В дальнейшем мы постараемся дать хотя бы приближенные ответы и на эти вопросы.

Мы сосредоточим внимание, естественно, на основном предмете нашего изложения — репаративной регенерации органов, остальные восстановительные процессы будут затронуты лишь бегло, в той мере, в какой это необходимо для более ясного понимания процессов репаративной регенерации. Однако наша исходная точка зрения, оценка регенерации как одного из восстановительных процессов, понимаемого в изложенном выше широком плане, отразится и на последующей трактовке регенерационных процессов.

Глава II

КАК ПРОТЕКАЕТ РЕГЕНЕРАЦИЯ?

Прежде чем ответить на вопросы, поставленные в конце предыдущей главы, нужно ознакомиться с основными формами проявлений регенерации у животных, и с тем, как она протекает. Многообразие проявлений регенерационной способности очень велико, так как в зависимости от вида животных, от органа, подвергшегося повреждению, от характера самого повреждения регенерационный процесс протекает по-разному.

Прежде всего может быть неодинаковой степень проявления регенерационной способности, так сказать масштабы, в которых происходит восстановление. В самом деле регенерировать может большая или меньшая часть организма.

В этом отношении мы считаем правильным выделить несколько видов регенерации: 1) восстановление целого организма из отдельного его участка; 2) регенерация больших участков организма, состоящих из комплекса органов; 3) регенерация отдельных органов; 4) регенерация составных частей органов, включая отдельные клеточные комплексы.

Примером восстановления целого организма из отдельного участка или, как его называют, фрагмента, может служить развитие гидры из кольца, вырезанного из середины ее тела. Такое кольцо сначала сжимается, приобретая вид комочка, а затем постепенно преобразуется, развиваясь в течение нескольких дней в целую, но соответственно уменьшенную, миниатюрную гидру. Интересно, что из отдельного щупальца с участком ротового конуса также может регенерировать гидра. Долгое время считали, что стебелек гидры не способен к регенерации. Б. П. Токин и его сотрудники установили, однако, что

если подвергать стебельки разнообразным воздействиям, например, центрифигурировать их или сращивать несколько стебельков вместе, то из них может развиться гидра. На данном примере видно, что термин «регенерационная способность» может пониматься по-разному. Если иметь в виду обычную ампутацию, то придется сделать вывод, что стебелек не способен к регенерации гидры. Если же учитывать разнообразные экспериментальные воздействия, окажется, что стебелек обладает такой способностью. Поэтому, во избежание недоразумений, в дальнейшем, говоря о регенерационной способности, мы будем иметь в виду, как правило, ее проявление в обычных условиях ампутации, без дополнительных экспериментальных воздействий.

Способность к образованию целого организма из части его, кроме гидры, обладают многие животные. Это замечательное свойство присуще простейшим, коралловым полипам, планариям, кольчатым червям, морским звездам, асцидиям и некоторым другим организмам. Можно разрезать инфузорию трубача (по форме она напоминает расширяющуюся кверху трубу) на несколько частей и из каждой из них регенерирует инфузория, имеющая такое же строение, как и та, которая была разрезана на части. Такой же способностью, но более слабо выраженной, обладает широко распространенная инфузория — туфелька: она хорошо всем известна, так как обычно ее демонстрируют на школьных занятиях как простейший организм.

Некоторые виды коралловых полипов, морских кишечнополостных, например актинии, напоминающие по внешнему виду цветок, обладают высокой регенерационной способностью. Из небольшого кусочка, вырезанного из подошвы животного, вскоре образуется целая актиния.

Планарии, небольшие плоские черви, живущие на дне мелких ручейков, недаром получили название «бессмертных под ножом хирурга». Можно разрезать планарию на несколько десятков частей и каждая из них даст начало новому животному.

Хорошо регенерируют также кольчатые черви. Правда, наиболее знакомый большинству представитель этих животных — дождевой червь не относится к категории организмов, восстанавливающихся из небольшого

кусочка тела (фрагмента). Имеется, однако, много видов кольчатых червей как морских так и пресноводных, которые способны к образованию целого организма из кусочка, состоящего из нескольких, а иногда даже из одного членика.

У морских звезд обычно наблюдают восстановление одного или нескольких отломанных лучей. Однако отрезанный луч также способен к восстановлению всех остальных недостающих частей животного, и в этом случае будет иметь место восстановление целого организма из фрагмента (рис. 5).

Регенерация целого организма из части происходит даже у некоторых хордовых животных, правда, наиболее просто организованных. В частности, это свойство присуще асцидиям, морским животным, имеющим вид прозрачного мешочка. Во взрослом состоянии асцидии мало напоминают позвоночных, но их личинки имеют тот же, что и у позвоночных, план строения: обладают нервной трубкой и хордой. Особенно хорошо регенерируют колониальные асцидии. Небольшие участки их тела могут преобразоваться в целый организм.

Говоря о способности тех или иных форм к регенерации, надо иметь в виду, что такая способность свойственна не всем видам этих животных. Нередко лишь отдельный вид животных способен к хорошо выраженной регенерации, тогда как остальные обладают этой способностью в значительно меньшей степени.

Выражение «участок или фрагмент тела» также требует пояснения. Когда говорят о восстановлении целого организма из фрагмента тела, имеют в виду, во-первых, относительно небольшой участок тела, а во-вторых, участок, лишенный большей части органов, свойственных данному организму. Например, если морская звезда восстанавливает недостающий конец луча, то такой процесс не называют регенерацией целого из части. Только развитие морской звезды из отрезанного луча относят к этой категории. Конечно, такая терминология условна. Вместе с тем, вводя ее, ученые хотели обозначить максимальное проявление регенерационной способности, когда из участка тела, в котором отсутствует большая часть важнейших органов, образуется целый организм.

Животные, способные к восстановлению целого организма из его части, могут значительно отличаться друг

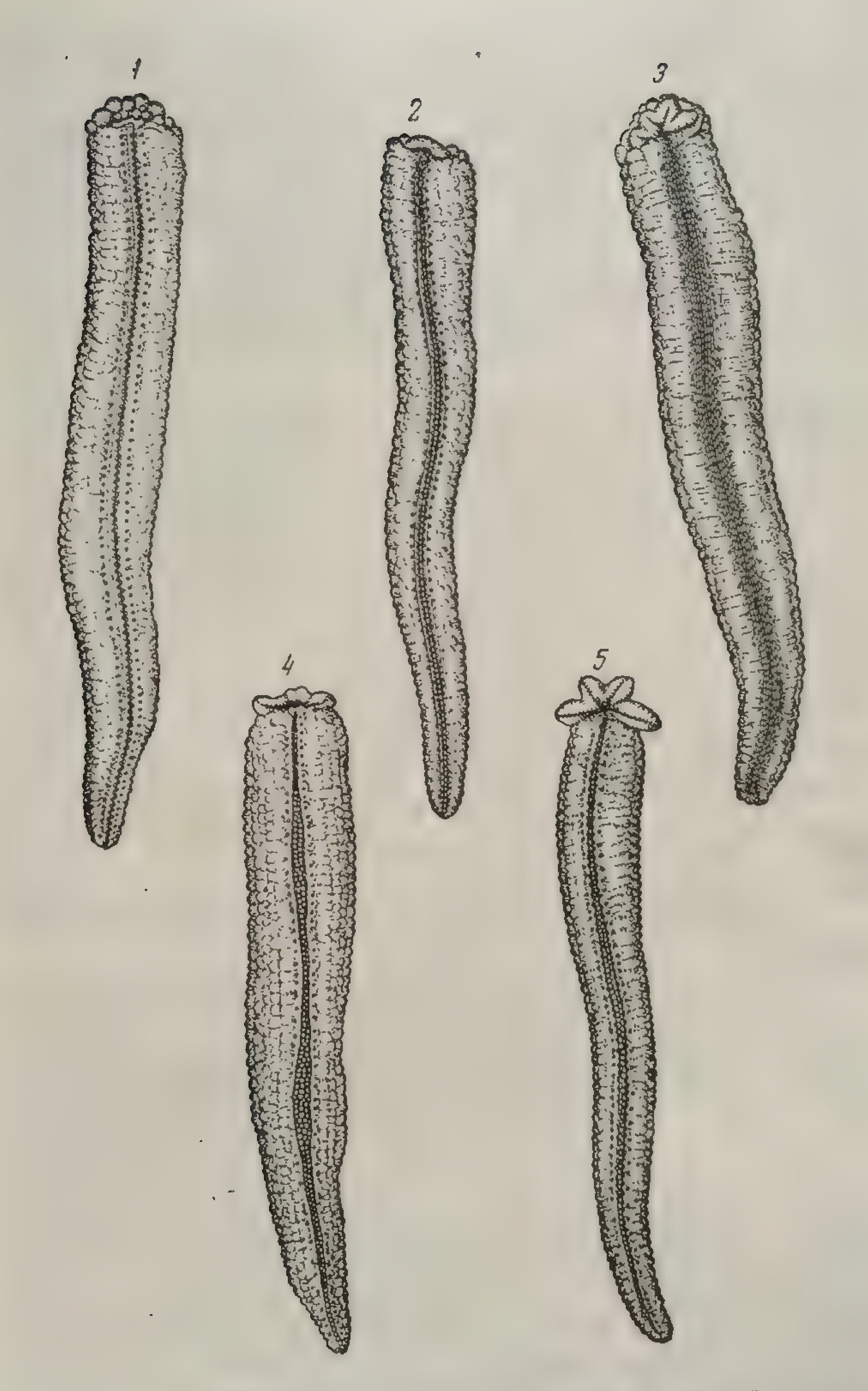


Рис. 5. Последовательные стадии регенерации морской звезды из одного луча (1—5)

от друга по степени проявления этой способности. Трудно считать, например, одинаковой регенерационную способность планарий, у которых большая часть тела при разделении на кусочки способна к восстановлению всех остальных недостающих частей, и регенерационную способность многих кольчатых червей, у которых только фрагменты, вырезанные из определенной области тела, способны развиваться в целого червя, и то только при том условии, если они имеют протяженность в несколько сегментов.

Трудно найти животное, у которого любой участок тела и при этом любой величины был бы способен к регенерации целого организма. Так, у гидр такой способностью наделена главным образом желудочная часть, тогда как ротовой конус, щупальцы, стебелек обладают ею лишь в слабой степени. У многих планарий, отличающихся высокой регенерационной способностью, головной и хвостовой концы тела, будучи отрезаны, обычно не в состоянии воссоздать целый организм. Поэтому, чтобы оценить регенерационную способность животного, недостаточно просто указать на его способность к формированию целого из части, а надо конкретно установить, из каких частей и при каких условиях образуется целый организм. Следовательно, эта первая форма проявления регенерационной способности, с которой мы познакомились, может иметь несколько градаций (рис. 6).

1. Фрагмент тела, вырезанный почти из любой части, способен к формированию целого организма. Даже небольшие участки тела после разделения его на десятки частей способны развиться в новый организм. Пример тому — многие виды планарий, гидроидных полипов — колониальных животных, имеющих такое же строение, как гидра. Так, из небольшого кусочка ствола колонии гидроидных полипов развивается целый полип, из кусочка тела планарии — новая целая планария и. т. д.

2. Из большей части тела можно выделять участки, которые будут давать начало целым организмам. Эти участки должны обладать значительной протяженностью. Пример — многие виды кольчатых червей некоторые виды планарий. Так, у одного из видов планарий только средняя часть тела способна образовывать недостающий головной и хвостовой концы. Кусочки, выре-

занные из других участков, не могут восстановить недостающие части.

3. Лишь узкоограниченные участки тела сохраняют указанную опособность. Они проявляют ее обычно при

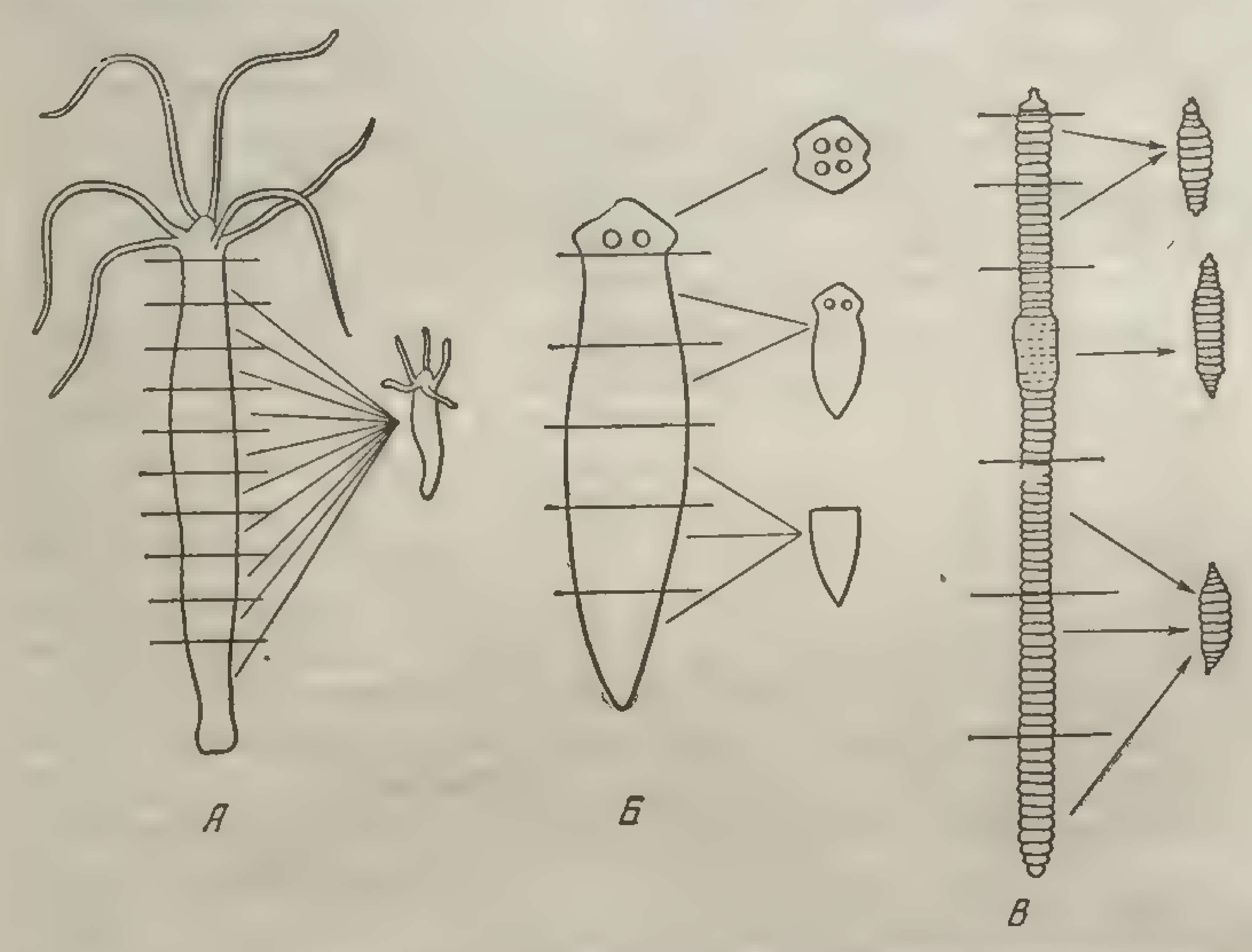


Рис. 6. Расположение областей с максимальной регенерационной способностью в теле различных животных (схема).

А — гидра: почти все участки тела способны к регенерации целого организма; *Б* — один из видов планарий: только передняя часть тела, примыкающая к головному концу, обладает максимальной регенерационной способностью; *В* — один из видов малощетинковых кольчатых червей: лишь небольшой участок в передней части тела способен к регенерации целого организма. Стрелки указывают, какая часть организма образуется из того или иного участка тела животного

значительной величине регенерирующего участка. Пример — некоторые кольчатые черви. Так, у дождевых червей участок тела, имеющий небольшое число сегментов, обычно не регенерирует. Регенерация происходит, если ампутировать головной или хвостовой конец тела червя, т. е. при удалении небольшого числа сегментов. Сохранившаяся большая часть тела червя восстанавливается до целого.

Следует добавить, что образование целого организма часто оказывается неполным. Некоторые органы могут не восстанавливаться. В тех случаях, когда восстанавливаются важнейшие и сложно устроенные части организма, говорят о формировании целого организма.

Следующей, более низкой ступенью проявления регенерационной способности считают такое восстановление, когда заново образуются определенные области тела, состоящие из комплекса органов, тогда как другие области не способны к регенерации. Наиболее типичным примером этого вида регенерации может служить восстановление ампутированного заднего конца тела у некоторых видов планарий и кольчатых червей. Выше мы видели, что имеются такие виды планарий и кольчатых червей, которые способны к восстановлению всего организма из небольшой его части. Однако регенерационная способность различных представителей этих червей неодинакова. Большое число видов планарий и кольчатых червей может восстанавливать только задний отдел тела, а к регенерации головного конца неспособно. Можно было бы подумать, что это объясняется сложным строением головного конца тела, он включает наиболее дифференцированные органы, такие, например, как центральная нервная система или мозг. Хвостовая область обычно устроена менее сложно, хотя также содержит комплекс разнообразных органов.

Встречаются, однако, некоторые виды животных, которые, будучи способны к регенерации головного или ротового конца тела, не могут восстановить задний или нижние концы.

Так, у стебельчатой гидры хорошо регенерирует ротовой конец со щупальцами, тогда как удаленный стебелек часто не образуется заново. У представителя кишечнодыщащих — баланоглосса — небольшого морского животного, который по своему строению близок к предкам позвоночных, головной конец восстанавливается, задний нет.

Такие случаи ясно показывают, что наличие или отсутствие регенерации нельзя объяснять только сложностью строения органа.

Еще более низкой регенерационной способностью отличаются животные, которые способны лишь к регенерации отдельных органов, например, конечностей, придатков тела или внутренних органов. Сюда относятся все

остальные животные, кроме перечисленных, в частности позвоночные (рис. 7). Таким образом, животных можно распределить по степени проявления регенерационной способности в следующем порядке:

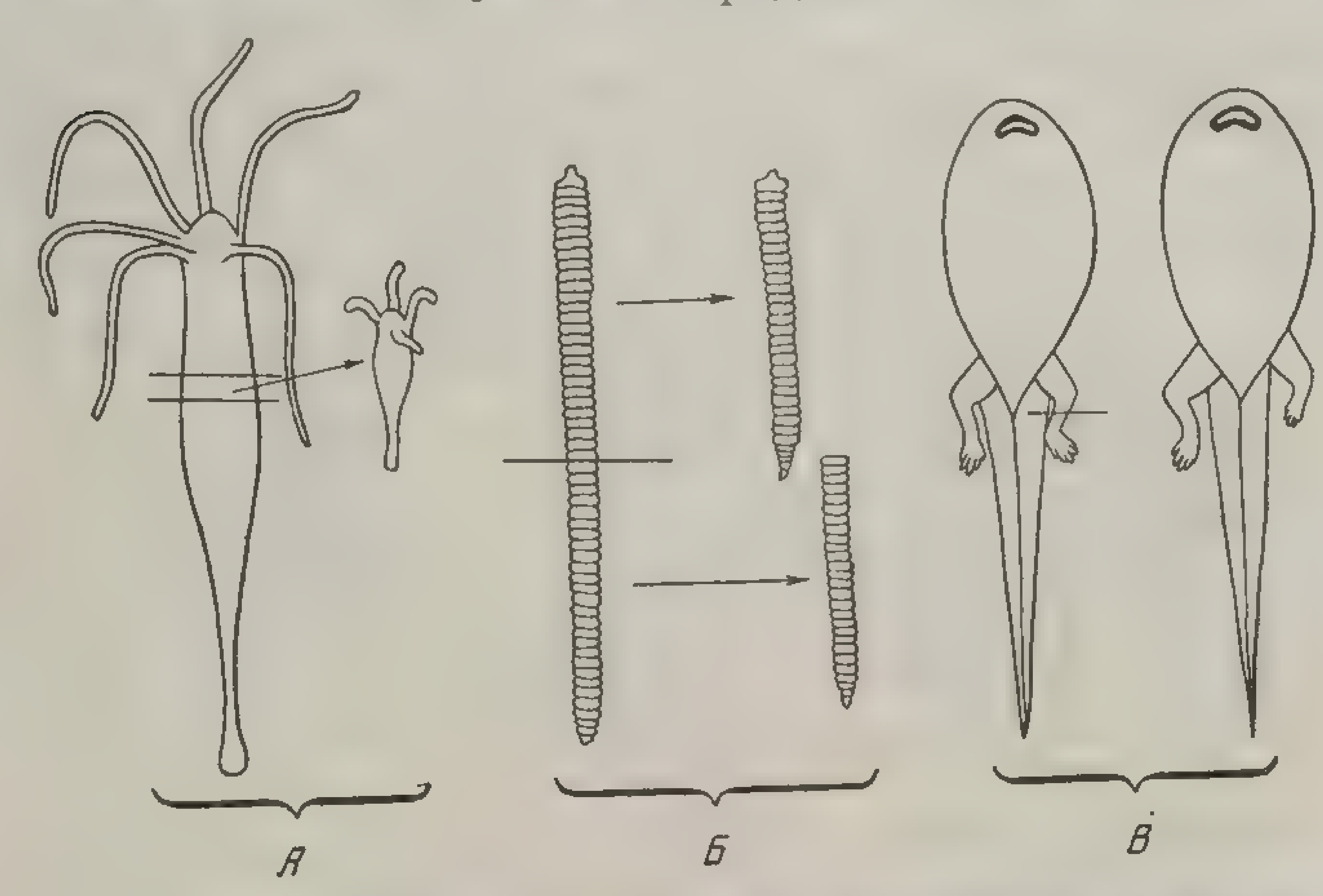


Рис. 7. Различная степень проявления регенерационной способности у животных (схема)

А — способность к регенерации целого организма из фрагмента тела (гидра); *Б* — способность к регенерации заднего конца тела (один из видов кольчатых червей); *В* — способность к регенерации отдельных органов (головастик). В каждом из трех случаев слева показана схема ампутации, справа — регенерация органов

1. способные к образованию целого организма из части (эта способность может быть свойственна большей части тела, проявляться на значительном его протяжении или, наконец, лишь в определенных, ограниченных участках);
2. способные к регенерации отдельных областей тела (головной, хвостовой и т. д.);
3. способные к регенерации отдельных органов.

Изложенная выше характеристика различных проявлений регенерационной способности животных не является общепринятой. Более того, она встречает ряд возражений. Так, Б. П. Токин и его сотрудники не согласны называть регенерацией развитие целого организма из фрагмента тела. Они понимают под регенерацией только

восстановление утраченных органов или частей тела, т. е. развитие недостающего при сохранении остальными частями прежней их организации. Между тем при развитии целого организма из фрагмента тела часто наблюдается значительное разрушение этого фрагмента и новый организм как бы закладывается заново, независимо от старой организации. Таким образом, наблюдается не сохранение старых структур и образование недостающих частей, а развитие нового целого организма, независимо от ранее существовавших структур. По мнению Токина, такое развитие следует рассматривать не как регенерацию, а как бесполое размножение.

Действительно, развитие целого организма из отдельного участка тела нельзя рассматривать только как восстановление недостающих частей. Эта мысль очень ценная. Можно согласиться поэтому, что сходство такого рода восстановления с бесполым размножением поразительно. При бесполом размножении также приходится сталкиваться с закладкой нового организма в участке, отделившемся от материнского организма, причем этот участок подвергается коренной перестройке. Например, у ряда кольчатых червей от материнского организма отделяются группами задние членики, из которых развиваются дочерние организмы. При этом происходит собственно не образование недостающих частей, а формирование дочернего организма, закладывающегося заново.

Вместе с тем все эти соображения ничего не говорят против трактовки явлений развития целого организма из фрагмента тела как регенерации. Для регенерации характерно повторное развитие, вызванное повреждением. То, что такое развитие происходит в тех случаях, когда целый организм образуется из фрагмента тела, не вызывает сомнения. Что касается сходства с бесполым размножением, то оно также несомненно и это неудивительно, так как бесполое размножение очень близко к регенерации и протекает в значительной мере таким же образом. Регенерацию, с нашей точки зрения, нельзя трактовать слишком узко, а именно как восстановление утраченного, ограниченное определенным участком. Восстановление может протекать по-разному. Один из его способов заключается в развитии заново целого комплекса органов (восстановление организма из кусочка тела), а не только недостающих органов.

Оценивая восстановление целого организма из части как особый вид регенерации, мы, таким образом, принимаем во внимание взгляды Б. П. Токина.

С другой стороны, некоторые ученые полагают, что не все животные способны к регенерации органов. По их мнению, существуют такие животные, которые способны лишь к регенерации тканей. Это мнение, несомненно, ошибочно. Лица, высказывающие его, упускают из вида, что регенерация органов проявляется в различных формах.

Некоторые органы способны к регенерации любой их части, тогда как у других эта способность довольно ограничена. Например, у некоторых лягушек регенерация может быть получена при удалении кисти конечности, тогда как при ампутации, приводящей к удалению других частей, например при ампутации по локоть регенерация отсутствует. В то же время у других земноводных — тритонов или аксолотлей — конечности регенерируют даже в тех случаях, когда они полностью удалены.

Возможны случаи, когда удаление края или кончика органа не сопровождается регенерацией, в то время как вырезанные внутренние части органа восстанавливаются. Это характерно, например, для наружного уха млекопитающих.

Наконец, существуют органы, которые неспособны к регенерации после ампутации. В то же время составные части этих органов могут хорошо регенерировать. Известно, что кости млекопитающих, в частности бедренная кость, регенерируют при переломе, тогда как конечность в целом не способна к восстановлению удаленных частей после ампутации.

Составные части органов, такие, как кожа, мышцы, кость, также являющиеся органами, но более просто устроенными, нередко, хотя и ошибочно, называют тканями.

Строго говоря, тканью следует называть совокупность клеток, имеющих определенное строение и функцию. Так, существуют соединительная, мышечная, эпителиальная, нервная ткани. Ткани входят в состав органов, образуя как бы общую строительную основу этих органов. Например, мышечную ткань можно встретить как в конечностях, так и в туловище и в других частях организма.

В противоположность тканям такие сложные образования, как отдельные кости, мышцы, кожа и т. п., представляют собой целые органы, хотя они могут входить в состав других, еще более сложных органов. Они сами состоят из нескольких тканей. Например, любая мышца, помимо мышечной ткани, содержит соединительную ткань, образующую многочисленные мышечные оболочки, нервную ткань, в виде нервных стволов и т. д.; следовательно, она является органом. Кость, например бедренная, также — орган. Она содержит не только костную ткань, но и другие разновидности соединительной ткани: хрящевую, рыхлую соединительную, ретикулярную, а также нервную в виде нервных волокн и т. д.

Таким образом, помимо строго научного значения термина «ткань», он используется также для обозначения составных частей органов. Кроме того, тканью называют нередко вообще вещество, из которого состоят органы. В этом смысле принято говорить о ткани печени или мышц и т. д.

Если отвлечься от всех этих ошибочных обозначений, станет ясно, что регенерационная способность проявляется у органа как при его регенерации в целом, так и при регенерации его части. Правильно поэтому животных, обладающих такой способностью, отнести к числу тех, которые могут восстанавливать органы. Это не помешает нам, конечно, различать способность к регенерации органа в целом от способности к регенерации составных частей органа.

Следует конечно иметь в виду, что в одном и том же организме регенерация проявляется в разнообразных формах, так как те или иные части и органы животных обладают неодинаковой регенерационной способностью. У животных, способных к восстановлению целого организма из фрагмента, может происходить также регенерация отдельных областей тела и органов. У животных, обладающих способностью к регенерации больших участков тела, может происходить восстановление поврежденных органов. Наконец, животные, способные лишь к регенерации органов, регенерируют также составные части органов. Следовательно, в зависимости от того, какое животное подвергается повреждению и какое именно повреждение наносится, результат регенерации значительно изменяется. Так, в опытах на гидре можно получить

как восстановление этого животного из фрагмента тела, так и регенерацию удаленного участка тела (головного конца) и наконец, восстановление удаленного участка щупальца. Возможно, кроме того, и простое заживление раны. Мы рассматриваем под общим углом зрения все восстановительные процессы, начиная с развития целого организма и кончая развитием составных частей органов. Находя в них общие черты, мы вместе с тем не отрицаем и своеобразия отдельных видов регенерации. Конечно, развитие протекает более ярко и формообразовательные изменения лучше выражены при восстановлении организма в целом со всеми его системами органов, чем при регенерации составной части одного из органов. Вместе с тем общие особенности регенерации сохраняются как в том, так и в другом случаях.

При одной и той же степени проявления регенерационной способности пути осуществления регенерации могут быть неодинаковыми. Мы имеем здесь в виду главным образом взаимоотношение двух основных частей, имеющихся при всякой регенерации, независимо от того, регенерирует ли комплекс органов или отдельный орган, а именно взаимоотношение старых и вновь образованных тканей. Неправильно было бы представлять себе, что процесс развития происходит только в закладывающихся заново частях и что регенерация выражается как бы в добавлении нового, недостающего к сохранившимся после ампутации участкам органов. На самом деле старые ткани, являющиеся источником регенерационного материала, всегда принимают участие в восстановительном процессе. В результате этого они испытывают более или менее выраженную перестройку. В одних случаях она проявляется в большей степени, и тогда в восстановительный процесс вовлекаются все остальные части организма, в других случаях перестройка происходит в основном в частях, прилежащих к регенерату. Однако перестройка имеет место всегда, хотя она может быть мало заметной. Поэтому ее обязательно следует принимать во внимание.

Обычно различают два основных способа регенерации: регенерацию путем эпиморфоза и регенерацию путем морфаллаксиса. Первый термин означает надстройку или регенерацию путем дополнения, образования недостающих частей на раневой поверхности. Второй

термин характеризует регенерацию путем изменения формы или перестройки регенерирующего участка. Легко представить себе сущность этих способов регенерации, если провести аналогию с постройкой дома. Допустим, что старый дом разрушился и необходимо его обновить. Это можно сделать двумя способами. Во-первых, можно прибегнуть к восстановлению тех частей дома, которые пришли в негодность, например, сделать новую крышу, крыльцо и т. д. Во-вторых, может оказаться, что дом слишком разрушился и чинить его нет смысла. В таком случае самое правильное использовать старые строительные материалы и начать постройку дома заново. При этом, естественно, новый дом будет иметь меньшие размеры, чем старый. Первый способ обновления дома аналогичен эпиморфозу, второй — морфаллаксису. Конечно, сравнивания эти способы развития с постройкой дома, мы прибегаем к грубой аналогии. Так, для морфаллаксиса характерно, что образовавшийся в результате регенерации целый организм уменьшенных размеров в результате последующего роста достигает размеров, характерных для организмов данного вида.

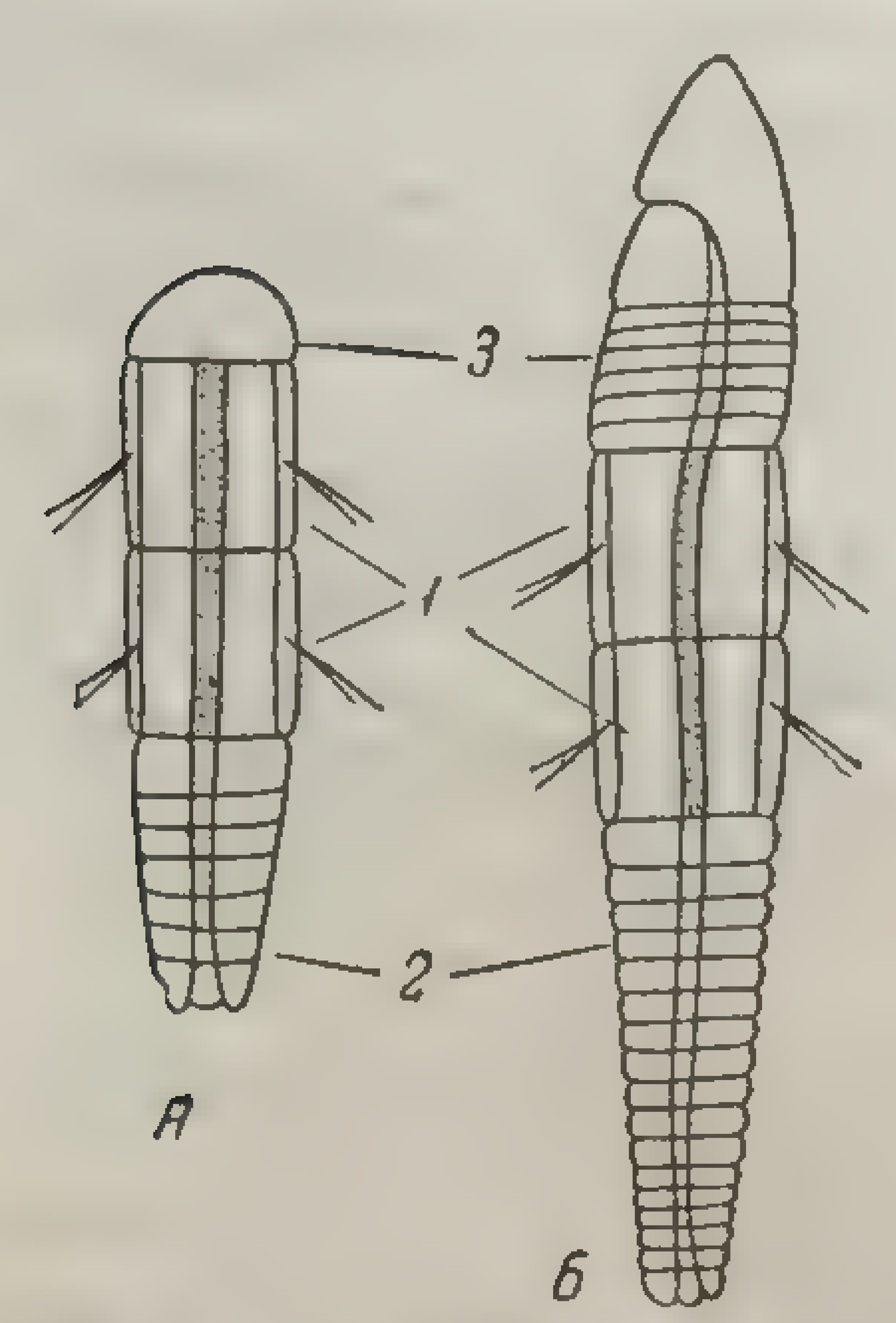


Рис. 8. Регенерация по способу эпиморфоза. Образование целого организма из двух члеников у кольчатых червей

А, *Б* — последовательные стадии процесса: 1 — старые членики, 2 — образущийся задний конец тела, 3 — образующийся головной конец тела

Примером эпиморфоза может служить регенерация конца тела кольчатого червя (рис. 8). После ампутации головы на раневой поверхности закладывается новый головной конец в виде бугорка, который увеличивается в размерах, вытягивается в длину. Постепенно развиваясь, он делится на определенное число члеников, в нем образуется головной мозг, рот и другие органы. Таким образом, здесь происходит формирование заново недостающих частей.

В качестве примера морфаллаксиса можно привести

регенерацию гидранта из кусочка ствола у морских гидроидных полипов (рис. 9). На раневых поверхностях в этом случае не происходит значительных формообразовательных процессов, раны закрываются в результате

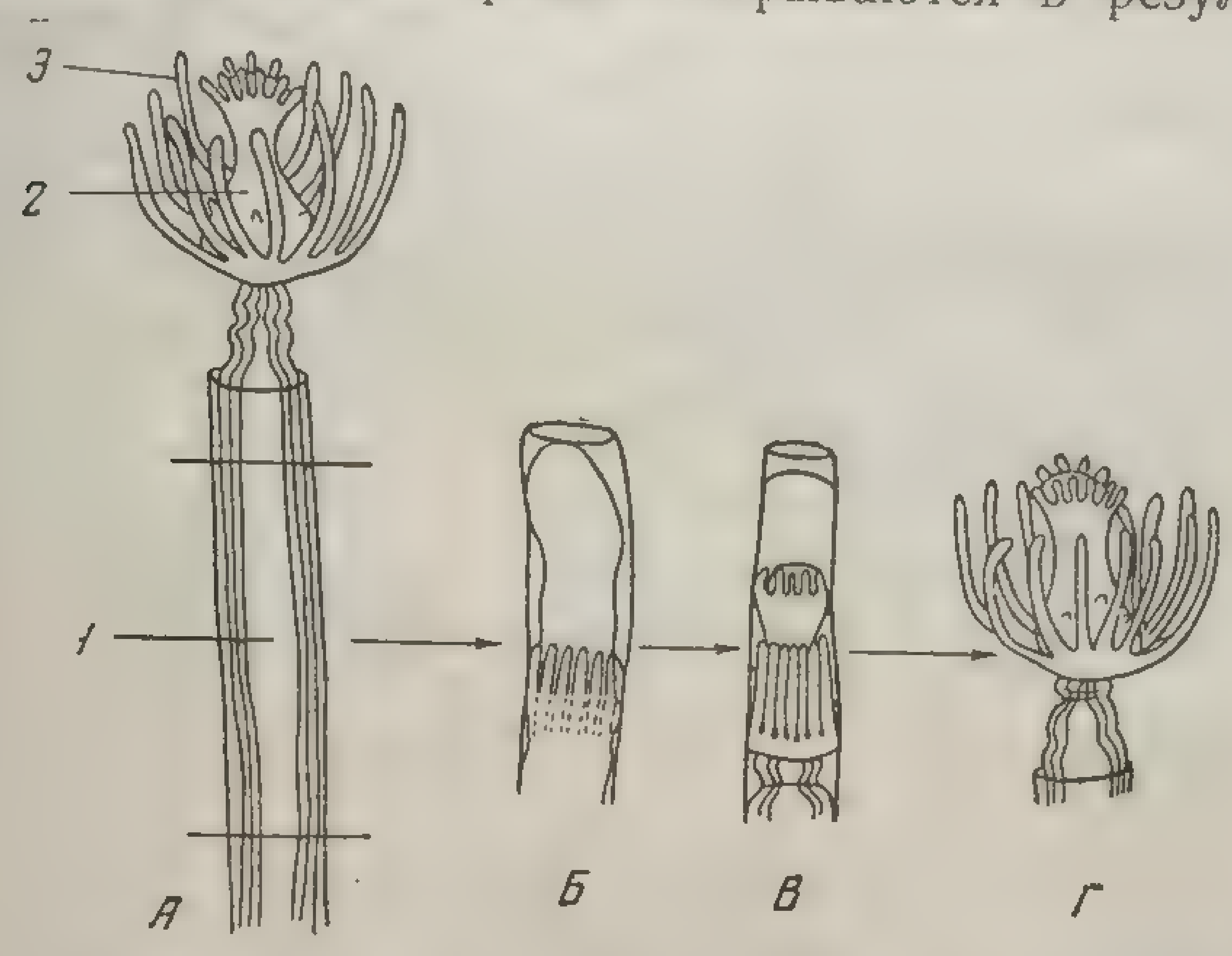


Рис. 9. Регенерация по способу морфаллаксиса. Образование гидранта из кусочка ствола у морских колониальных полипов

А — схема операции; *Б*, *В*, *Г* — последовательные стадии регенерации. *1* — ствол колонии, *2* — гидрант, *3* — щупальца

перемещения клеток, примыкающих к месту повреждения. Основные процессы развития развертываются внутри отрезанного кусочка. Клетки этого кусочка испытывают перестройку, в результате чего он постепенно преобразуется в гидрант. Так, ближе к одному из концов фрагмента ствола формируются щупальцы и ротовой конус. На противоположном конце формируется нижняя часть гидранта. Другими словами, наблюдается не развитие недостающих частей, а формирование целого организма заново.

Морфаллаксис и эпиморфоз являются схемами, согласно которым, по мнению ученых, идет регенерация. Однако, как мы уже отмечали, в природе такое схематическое течение процесса не наблюдается. При всякой регенерации происходит как перестройка старой организации, так и закладка новой (рис. 10). Вопрос заключается лишь в том, какой из этих процессов преобладает.

В зависимости от этого регенерацию относят к той или иной категории. О трудности классификации регенерационных процессов по схеме или морфаллаксис или эпиморфоз — можно судить на основании следующего примера. У одного из кольчатых червей после ампутации

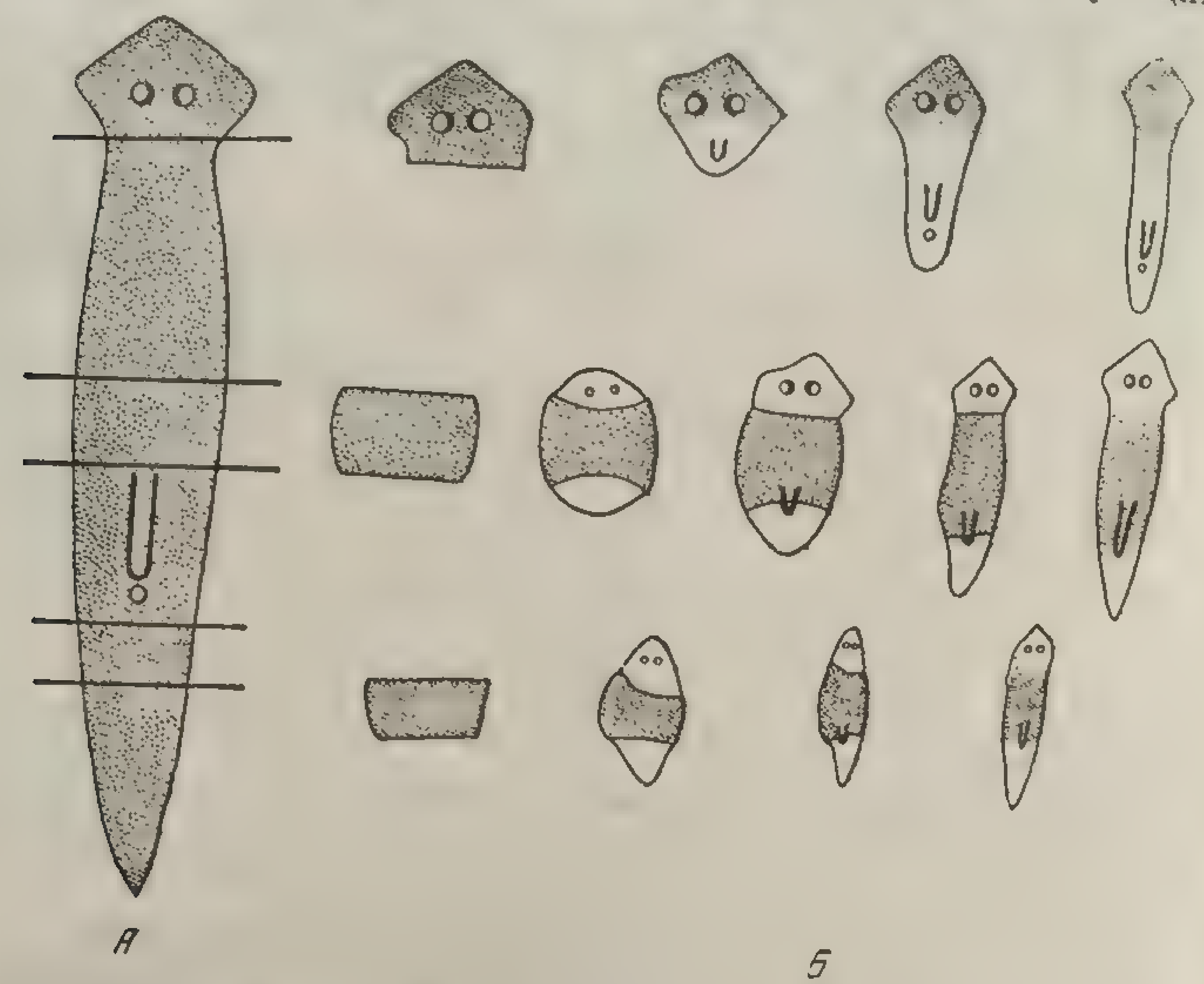


Рис. 10. Регенерация у одного из видов планарий: соединение эпиморфоза и морфаллаксиса

А — схема операции; *Б, В, Г* — последовательные стадии регенерации трех фрагментов, вырезанных из тела планарии. Во всех случаях происходит одновременное образование новых частей на раневой поверхности и изменение формы тела

головного конца тела на раневой поверхности закладывается новый головной конец. Казалось бы восстановление протекает по типу эпиморфоза. Однако в дальнейшем членики, прилежащие к новому головному концу, перестраиваются, приобретают строение, свойственное передним грудным членикам. Таким образом, заново образуется лишь головной конец червя, в остальном восстановление протекает за счет перестройки члеников. Следовательно, регенерация головного конца этого червя представляет собой соединение морфаллаксиса с эпиморфозом.

Понятие эпиморфоза и морфаллаксиса применяются



в основном к характеристике регенерации организма в целом или больших участков организма, т. е. к восстановлению комплекса органов. Считается, что отдельные органы, например конечности, всегда регенерируют путем эпиморфоза.

Такое мнение, однако, не совсем правильно. Даже при регенерации органов, состоящих из плотных частей, например конечностей позвоночных животных, в состав которых входит скелет, происходит значительное разрушение культи с вовлечением в процесс регенерации старых тканей: кости мышц и т. д. Таким образом, морфаллаксис происходит и в этом случае. Морфаллаксис наблюдается также при регенерации конечности у членистоногих.

Своеобразие способов регенерации — эпиморфоза и морфаллаксиса связано с тем, что образование частей нового организма происходит на фоне старой, сохранившейся структуры. Поэтому регенерирующий организм состоит из разнородных частей: вновь образующихся и старых. Соотношение тех и других в отдельных случаях неодинаково. При восстановлении целого организма из части старые структуры могут быть представлены в минимальной степени, при регенерации составных частей органа они, напротив, преобладают. Но это далеко не общее правило. В дальнейшем мы столкнемся с такими случаями, когда при восстановлении целого организма из фрагмента тела будут преобладать явления эпиморфоза, а при восстановлении составной части органа — явление перестройки.

Таким образом, способы регенерации не могут быть сведены только к эпиморфозу или морфаллаксису, они более многочисленны. В частности, при описании различных способов регенерации мало принимают во внимание явления роста. Между тем они имеют существенное значение. Например, в одних случаях регенерации сначала образуется миниатюрный организм, а затем уже происходит его рост. В других же случаях, напротив, рост и формирование протекают постепенно и одновременно.

Эти различия в ходе процесса должны быть приняты во внимание при выделении различных способов регенерации, так как в настоящее время преобладает схематизация соответствующих явлений и зачисление всех регенерационных процессов или в категорию морфаллаксиса или в категорию эпиморфоза.

Сейчас можно выделить, помимо указанных способов регенерации, еще один, который достаточно изучен, чтобы обнаружить его особенности. Он заключается в том, что часть органа, оставшаяся после ампутации, увеличивается в размерах, не изменяя существенно своей формы, и достигает такой же примерно величины, какую имеет неповрежденный орган (рис. 11). В результате утраченное количество ткани органа восполняется за счет роста

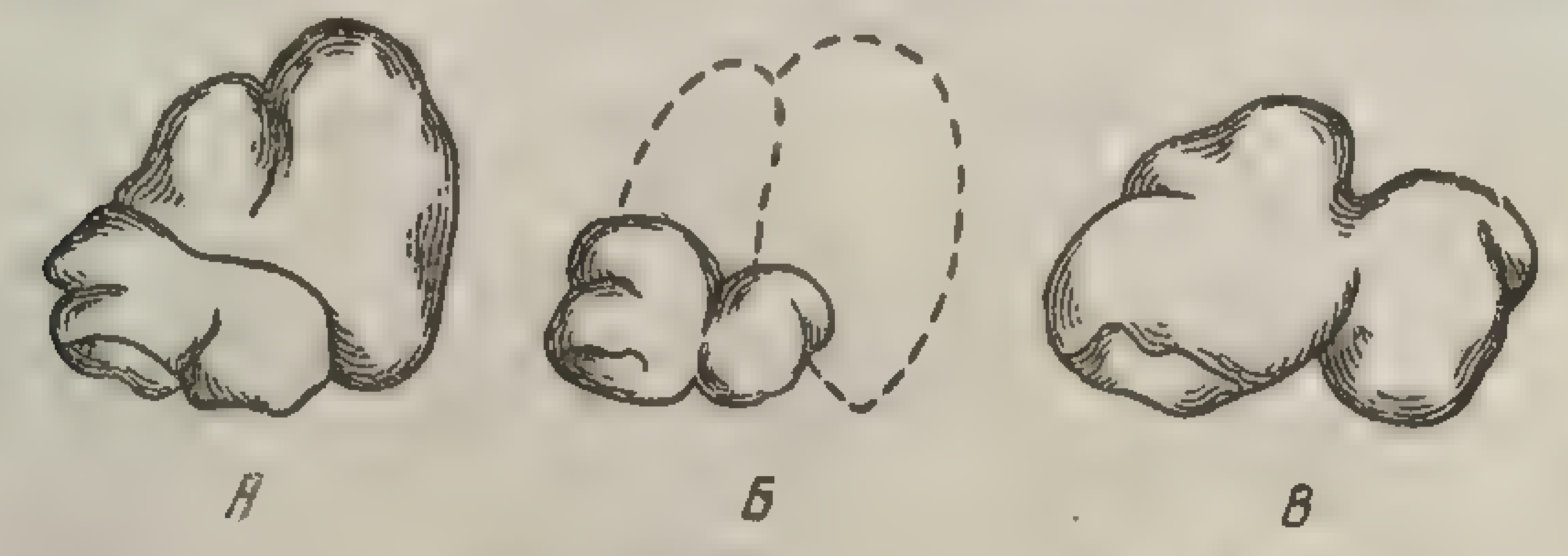


Рис. 11. Восстановление печени крысы путем регенерационной гипертрофии.

А — печень до операции; *Б* — печень после удаления левой и центральной долей (пунктиром обозначена удаленная часть органа); *В* — регенерировавшая печень

его остатка. Можно было бы думать, что этот способ регенерации не имеет существенного значения, так как орган, форма которого не восстанавливается, не может функционировать и тем самым бесполезен для организма. Это, однако, не так. Для многих внутренних органов внешняя форма или внешний вид органа не имеет, повидимому, существенного значения. Органы выполняют свою функцию при определенном количестве ткани независимо от того, какова их форма. Трудно сказать, например каково значение формы печени для ее функции. Поэтому для таких органов восстановление исходного количества ткани имеет первостепенное значение.

Способ регенерации, заключающийся в увеличении размеров органа без восстановления исходной формы, может быть назван регенерационной гипертрофией, т. е. регенерацией, происходящей путем гипертрофии — увеличения размеров остатка органа. Этот способ регенерации, следовательно, занимает самостоятельное место, стоит в одному ряду с эпиморфозом и морфаллаксисом. Можно не сомневаться, что в дальнейшем будут выделены еще другие способы регенерации.

Перейдем теперь к непосредственному рассмотрению того, как протекает регенерационный процесс. Хотя у разных животных его течение не совсем одинаково, все же можно выделить некоторые общие черты, характерные для всех способов регенерации.

Первой реакцией на повреждение, т. е. первой стадией регенерационного процесса, во всех случаях регенерации является закрытие раны. Этим предупреждается вредное влияние внешней среды на внутренние части организма, которые в обычных условиях защищены кожным покровом. У разных животных приспособления, связанные с закрытием раны, несколько отличаются друг от друга, но в общем используемые для этого средства довольно сходны. Существенную роль в процессе закрытия раны играет сокращение перерезанных мышц, приводящее к сближению краев раны. Оставшаяся обнаженная поверхность закрывается или излившейся из перерезанных сосудов кровью, или тканевой жидкостью, или лейкоцитами. Во всех случаях, однако, мы встречаемся с этим периодом «тампонирования» раны (первоначального ее закрытия). В дальнейшем «тампонирование», предохраняющее нежные внутренние ткани от повреждающего действия внешней среды, сменяется более прочным, окончательным обособлением внутренних тканей. Оно происходит в результате наползания клеток кожного покрова (эпителия) с краев раны на раневую поверхность и скопления под ним клеточных элементов соединительной ткани, способных к образованию волокн. Наличие этих плотных структур придает защитному слою необходимую прочность.

Второй стадией регенерационного процесса следует считать явления, которые в своей совокупности могут быть обозначены как «закладка регенерата». В этот период протекают довольно разнообразные процессы. Они могут быть грубо подразделены на две категории: деструктивные, т. е. разрушительные, и собственно восстановительные. Первые характерны не только для начальной стадии регенерации, когда погибают клетки, непосредственно затронутые повреждением, но и для второй, когда они приводят к нарушению нормального состояния клеток, к их активации, и служат для перестройки органов. Перестройка, как мы отмечали, имеет место при всяком регенерационном процессе, так как вновь образую-

щиеся органы или их части должны быть совмещены со старыми, остающимися после ампутации. Кроме того, деструктивные процессы, видимо, способствуют активации клеток, переходу их в состояние готовности к развитию. Деструкция характеризуется не только гибелью клеток, но и их изменением, утратой присущих им особенностей строения и функции. Этот процесс получил название дедифференцирования.

Собственно восстановительные процессы, приводящие непосредственно к образованию новых структур, заключаются в перемещении клеток и их размножении. У разных животных размножение клеток бывает выражено на этой стадии то в большей, то в меньшей степени. Это зависит, как правило, от того, в какой мере представлено перемещение клеток. Материал, необходимый для построения органа, поставляется в результате деления клеток или их перемещения из других частей организма к месту ранения. Обычно оба эти способа регенерации комбинируются друг с другом, причем в одних случаях преобладает первый из источников регенерационного материала, в других — второй. Все же размножение клеток всегда играет существенную роль, так как приток клеток из других частей организма требует их пополнения в месте, откуда они пришли. Кроме того, для образования регенерирующих органов необходима большая масса материала. Действительно, клетки, переместившиеся на новое место, начинают вслед за этим размножаться. Не менее важно перемещение клеток. Во многих случаях при регенерации происходит перемещение клеток из культи, оставшейся после ампутации, по направлению к раневой поверхности, в результате чего образуется закладка недостающих частей, т. е. возникает регенерационный зачаток. Перемещение клеток имеет существенное значение для формирования новых органов, так как приводит к определенному расположению клеток, необходимому для последующего развития.

Третья стадия регенерации может быть названа стадией дальнейшего роста и дифференцирования регенерирующих органов. В это время регенерирующие органы обычно значительно увеличиваются и почти достигают первоначального размера. Одновременно окончательно складывается структура новых органов со всеми ее характерными особенностями.

Предлагаемое здесь расчленение регенерационного процесса на стадии не является общепринятым. Регенерация представляет сложное явление и в нем удается выделить много различных сторон, в зависимости от чего можно подразделить процесс на то или иное число стадий. Мы руководствовались в нашем изложении стремлением дать наиболее простую и несомненную схему развертывания восстановительных процессов, стараясь подойти к этому вопросу без предвзятых представлений.

Хочется подчеркнуть, что упомянутые нами процессы, касающиеся судьбы клеток: их гибели, дедифференцирования, перемещения, роста, дифференцирования и размножения, переплетаются друг с другом теснейшим образом. Поэтому выделить стадию восстановления, в которой наблюдалось бы, например, только разрушение клеток и дедифференцирование, не удается. Обычно наряду с этими процессами протекает и перемещение клеток и их размножение. Можно только сказать, что в начале восстановления преобладает разрушение и дедифференцирование, а в дальнейшем рост и дифференцирование. Попытки же выделить определенные стадии восстановления по одному из указанных процессов, например дедифференцированию или росту, мы считаем неудачным и крайне искусственным.

Приведем теперь несколько конкретных примеров регенерации, чтобы лучше ознакомиться с тем, как она протекает.

В качестве первого примера возьмем регенерацию пресноводной гидры из фрагмента ее тела. Если провести через тело гидры два поперечных разреза, один под ротовым конусом, а другой выше стебелька, то можно легко наблюдать хорошо выраженный регенерационный процесс. В ответ на повреждение тело гидры сжимается, превращаясь в округлый комочек, так что открытой раневой поверхности не остается (первая стадия регенерации). Внутри комочка начинаются процессы перестройки. Часть клеток, больше всего пострадавшая во время операции, погибает, часть испытывает дедифференцирование, теряя некоторые из своих типичных признаков. В то же время клетки не утрачивают полностью своих характерных особенностей: клетки внутреннего слоя гидры (энтодермы) можно отличить от клеток наружного слоя

(эктодермы), покровномышечные клетки от нервных и т. д. Уже через день-два намечается в грубых чертах организация развивающейся гидры: на том месте, где был расположен ротовой конус, намечается закладка нового конуса со щупальцами, на противоположном конце — закладка стебелька (вторая стадия регенерации). Так как образующиеся органы очень малы и плохо развиты (сначала закладывается только два щупальца), то можно говорить только о наметке будущего строения гидры. К этому времени гидра, образовавшаяся в результате регенерации, значительно меньше, чем исходная, так как во время восстановления она не питается и не растет. Однако в конце восстановительного периода начинается рост гидры и окончательное ее формирование, а также дифференцирование тканей (третья стадия регенерации).

Регенерация гидры характеризуется возникновением ротового конуса, щупалец, стебелька и т. д. Восстановление включает разрушение части клеток и изменение их строения, а также перемещение клеток в разных направлениях, приводящее к расположению, характерному для определенных органов. Позднее происходит развитие новых органов и их рост, основанный на клеточном размножении. Таким образом, все характерные особенности регенерационного процесса здесь налицо.

В качестве другого примера регенерации приведем восстановление конечности тритона после ее ампутации у основания (рис. 12). Рана закрывается в результате сокращения мышц и образования на ее поверхности кровяного сгустка. В дальнейшем происходит перемещение (наползание) клеток покрова на раневую поверхность (первая стадия регенерации). В тканях, примыкающих к раневой поверхности, начинаются процессы деструкции, которые продолжаются длительное время, особенно в скелете и в мышцах. Они связаны не только с гибелью клеток, но и с освобождением их из прежних структурных связей, т. е. дедифференцированием. Одновременно происходят процессы клеточного размножения в различных частях органа. Молодые клетки перемещаются к месту ранения и скопляются под эпителием, образуя закладку регенерата, или регенерационную почку. Она имеет вид бугорка, образующегося на раневой поверхности. Этот бугорок, выделяющийся своей более светлой

окраской, состоит из молодых клеток, в которых еще не развилась пигментация. В регенерационной почке устанавливается определенная группировка клеток, намечаются основы будущей организации органа (вторая стадия регенерации). В дальнейшем регенерационная почка растет, вытягивается в длину, на ее конце появляются зачатки пальцев. Внутри регенерационной почки происходят процессы дифференцирования и роста, обо-

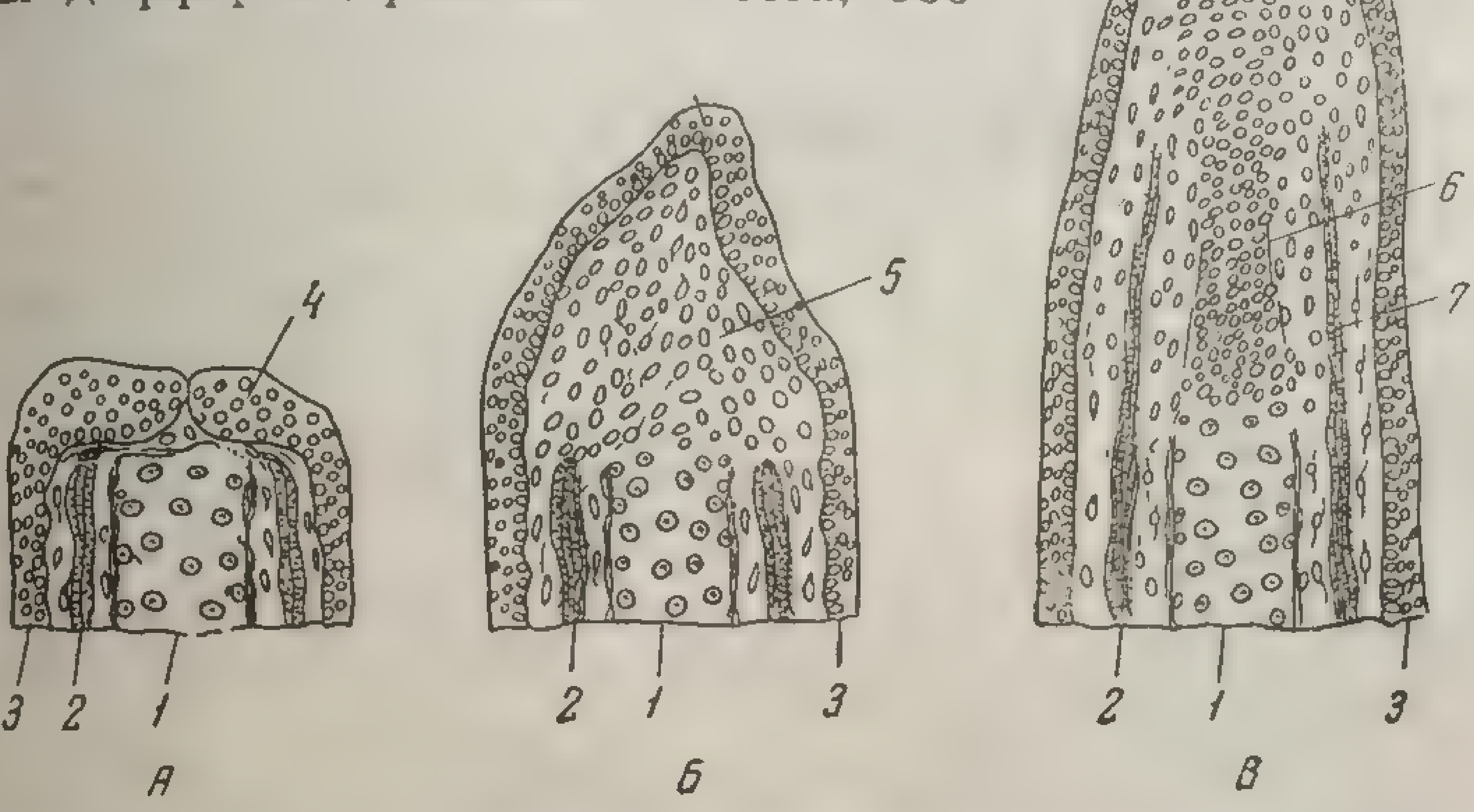


Рис. 12. Три стадии регенерации конечности у хвостатых амфибий

А — закрытие раны; *Б* — образование регенерационного зачатка; *В* — дальнейший рост и дифференцирование регенерата. 1 — скелет, 2 — мышцы, 3 — кожа культи, 4 — эпителий, наползший на рану, 5 — регенерационный зачаток, 6 — скелет регенерата, 7 — мышцы регенерата

собляются и увеличиваются в размерах мышцы, скелетные части и другие ткани (третья стадия регенерации). Наконец, рассмотрим, как протекает регенерационный процесс при повреждении какой-либо из составных частей органа. Допустим, что удаляется участок кожи на боковой поверхности хвоста тритона. В этом случае также можно наблюдать закрытие раны, сначала в результате образования кровяного сгустка, а затем наползания эпителия на раневую поверхность (первая стадия регенерации). В дальнейшем некоторые клетки и межклеточное вещество в участках, прилежащих к ране, разрушаются, происходит также частичное их дедифференцирование. Наблюдается усиленное деление клеток в

эпителии и лежащих под ним тканях. Под эпителием скопляются клетки, которые, принимая участие в регенерации, образуют вместе с ним закладку кожного покрова в области ранения (вторая стадия регенерации). В последний период регенерации новый участок кожи приобретает признаки, характерные для его окончательного состояния (третья стадия регенерации).

Если удаляется участок какого-либо внутреннего органа, например кости, то также происходит закрытие кожной раны (чтобы удалить кость, нужно разрезать кожу и мышцы, и, следовательно, нанести рану), правда, оно не имеет непосредственного отношения к восстановлению удаленного участка органа. Впрочем, в месте ампутации кости также идут процессы, соответствующие первой стадии регенерации: происходит кровоизлияние и образуется кровяной сгусток, разрушаются клетки под влиянием травмы. В дальнейшем регенерация протекает так же, как и в других случаях, т. е. закладывается кость, затем она растет и дифференцируется. Таким образом, во всех случаях регенерации можно наблюдать одинаковые стадии развития.

Ознакомившись с ходом регенерационного процесса, невольно спрашиваешь, что же является источником построения регенерирующих органов, за счет каких клеток и тканей они развиваются?

В отношении первичного (эмбрионального или постэмбрионального) развития хорошо известен тот материал, те клетки, которые испытывают развитие. Это вначале оплодотворенная яйцеклетка, затем шары дробления, а в дальнейшем эмбриональные клетки, постепенно развивающиеся и усложняющиеся. Естественно, что эмбриональные клетки отличаются по своим свойствам от клеток взрослого организма, так как они еще не обладают теми особенностями, с которыми связана их функция во взрослом организме. Способность таких клеток к развитию вполне понятна.

При регенерации наблюдается иное положение. Регенерирующий орган, образующийся заново после повреждения, может развиться или из остатка старого органа или из тканей других органов. В обоих случаях материал для развития поставляют ткани взрослого организма, которые уже дифференцированы определенным образом и выполняют свои специфические функции. Спрашивает-

ся, как же это возможно? Как могут дифференцированные ткани испытывать дальнейшее развитие, участвовать в формировании нового органа?

Давно прошло то время, когда этот вопрос решался согласно теории преформации относительно просто. Предполагалось, что регенерация происходит за счет миниатюрных, микроскопически малых зачатков органов, расположенных внутри функционирующих органов и начинающих развиваться после их ампутации. Теория преформации, отрицавшая по существу развитие и признававшая лишь рост предшествующих зачатков, давно продемонстрировала свою несостоятельность как в отношении эмбрионального развития, так и регенерации. Очевидно, вопрос о развитии регенерирующего органа, образующегося на месте поврежденного, должен решаться по-иному.

Попытки приложить идею преформации к регенерационному процессу предпринимались даже и в сравнительно недавнее время. В конце прошлого столетия Вейсман предложил теорию, согласно которой развитие клеток обусловлено микроскопически малыми наследственными зачатками. По мнению Вейсмана наследственное вещество, или зародышевая плазма, автономно от внешней среды и недоступно влиянию других частей организма. Передаваясь от родителей к потомкам, зародышевая плазма распределяется по всем клеткам, в которые попадает тот или иной наследственный зачаток, направляющий их развитие в определенную сторону. Явления регенерации явно нарушали стройность теории Вейсмана, так как ампутация органа или иное его повреждение вновь вызывает развитие, хотя наследственные зачатки, казалось бы, давно уже израсходованы. Пытаясь справиться с этой трудностью, Вейсман пришел к выводу о существовании резервной зародышевой плазмы, которая используется лишь в случае повреждения органов.

Нетрудно видеть, насколько искусственна теория Вейсмана, воскрешающая, хотя и в несколько измененном виде, теорию преформации. Согласно этой теории, в организме имеются готовые зачатки всех будущих органов, которые расходуются только частично, а некоторые сохраняются в запасе, не испытывая развития, в противоположность всем остальным частям организма.

Конечно, Вейсману не удалось доказать существование резервной зародышевой плазмы, как, впрочем, и первичной зародышевой плазмы, будто бы управляющей развитием. Его идеи были отвергнуты большинством исследователей. Однако мысль о сохранении в организме неизрасходованных резервов в виде неразвивающихся эмбриональных клеток, оказалась очень устойчивой.

Многие исследователи полагают, что регенерация идет за счет особых регенерационных или резервных клеток, неиспользованных в ходе эмбрионального развития и сохраняющихся как бы в запасе во взрослом организме. По мнению этих исследователей, такие резервные клетки обладают способностью к развитию. У различных организмов находят такие клетки, которые считают резервными, им приписывают способность к развитию и образованию всех тканей и всех частей организма. Это *и*-клетки (интерстициальные или промежуточные клетки) кишечнополостных, необласты (регенерационные клетки) планарий, необласты кольчатых червей и т. д.

Теория резервных эмбриональных клеток как будто бы легко разрешает трудности, возникающие перед исследователями, но с ней никак нельзя согласиться.

Признать существование резервных клеток, значит предполагать, что часть эмбриональных клеток может избежать процесса развития, сохраниться в неизмененном виде. Такое предположение не выдерживает критики.

Действительно, чем больше изучают процессы регенерации, тем более убеждаются в том, что резервных эмбриональных клеток, из которых возникали бы регенерирующие органы и которые участвовали бы в образовании всех частей организма и всех его тканей, не существует. В частности, *и*-клетки гидр, необласты кольчатых червей и т. д., считавшиеся резервными, оказались дифференцированными. Они, несомненно, принимают участие в регенерации, но образуют только определенные части органов, т. е. не отличаются принципиально от многих других клеток.

Представление о резервных клетках нередко используется и в учении о тканях. При этом имеют в виду так называемые камбиальные (зародышевые) клетки. Предполагается, что каждая ткань обладает своими резервными клетками (камбием), из которых образуются и

дифференцируются отдельные составляющие эту ткань клетки. Так, например, в эпителии кожи имеется наиболее глубоко расположенный слой клеток (базальный), который дает начало всем остальным клеткам.

Существование камбиальных клеток в коже и других органах представляет собой несомненный факт. Однако совершенно неправильно считать камбиальные клетки резервными. Они имеют определенное строение и функцию, отличие их от других заключается лишь в том, что эти клетки менее дифференцированы, т. е. не так далеко зашли в своем развитии, как остальные клетки. Поэтому признавать такие клетки резервными нет оснований. Кроме того, камбиальные клетки в некоторых органах вообще отсутствуют, например, в печени, почке и др. Это ясно свидетельствует об особом их значении, как клеток, стоящих в начале ряда элементов, претерпевающих постепенное изменение и гибель. Таким образом, камбиальные клетки характерны для органов, испытывающих быструю физиологическую регенерацию, или обновление клеток (кишечник, кожа, кровотворные органы). В таких органах, естественно, должен быть известный запас клеток, которые не слишком далеко зашли в своем развитии и способны к интенсивному клеточному делению, чтобы обеспечить восполнение все время убывающих, изнашивающихся клеток. Следовательно, камбиальные клетки — это не резервные, а, напротив, клетки, интенсивно участвующие в процессе развития путем быстрого размножения и развития.

Хотя представление о резервных клетках до сих пор имеет многих сторонников, оно в основе своей ошибочно, и надо думать, что в дальнейшем его несостоятельность будет выявлена более наглядно.

Согласно другой точке зрения, клетки поврежденного органа испытывают обратное развитие, в результате чего они возвращаются в эмбриональное состояние. Гипотеза обратного развития клеток близка к предыдущей в том отношении, что предполагает, будто в образовании нового органа могут принимать участие только клетки, подобные эмбриональным. В отличие от теории резервных клеток она предполагает, что эти клетки не сохраняются в резерве, а возникают в результате повреждения, приходящего к полному преобразованию части клеток старых тканей.

Другими словами, предполагается, что эти клетки утрачивают постепенно все признаки, характеризующие их как клетки определенной ткани. Они как бы омолаживаются, становятся эмбриональными, т. е. проделывают обратное развитие, прямо противоположное тому, которое они некогда испытали, претерпев процесс дифференцирования.

Надо сказать, что никому еще не удалось доказать, опираясь на достоверные фактические данные, что специализированные клетки могут вновь превратиться в эмбриональные. Подобная, далеко заходящая обратимость развития теоретически также невероятна.

Чем же объяснить устойчивость и широкое распространение таких ошибочных теорий, как теория резервных клеток и обратного развития? Видимо, в основном тем, что в какой-то мере они отражают существующие факты, хотя трактуют их ошибочно.

Так, не разделяя теории резервных клеток, нельзя все же считать все клетки организма однородными в отношении их специализации. Некоторые из клеток оказываются очень сильно дифференцированными, например нервные или мышечные. Они целиком приспособлены к выполнению одной определенной функции. Такие клетки резко отличаются от эмбриональных. Способность их к преобразованию в клетку иного вида резко ограничена. Наряду с высокоспециализированными клетками имеются, однако, такие, у которых дифференцировка проявляется не столь отчетливо и которые в большей степени напоминают эмбриональные клетки. Возможности преобразования у таких клеток значительно более широкие. Например, установлена способность некоторых видов соединительнотканных клеток к изменению дифференцирования и приобретению различной формы. Клетки соединительной ткани, известные под названием фибробластов, могут превращаться в костные или хрящевые. Выше мы упоминали необласты кольчатых червей. Эти клетки могут давать начало мышечным и соединительнотканным клеткам. Следовательно, существуют клетки, которые в большей степени, чем другие, сохранили способность к дальнейшему развитию и преобразованию. Неправильно считать их резервными, поскольку они развиваются и выполняют в организме определенные функции. В то же время неправильно думать, что формообра-

зовательные возможности этих клеток очень велики. На самом деле они способны только к определенным преобразованиям, ограниченным более или менее узкими рамками, и отличие их от остальных клеток не столь велико.

Критикуя теорию обратимости развития клеток, необходимо в то же время отметить, что при регенерации наблюдаются явления, которые в какой-то мере могут рассматриваться как обратное развитие. Мы имеем в виду так называемое дедифференцирование, происходящее при всяком регенерационном процессе. При дедифференцировании клетки теряют некоторые признаки специализации, переходят к более простому состоянию. Мышечные волокна при дедифференцировании утрачивают сократительные фибриллы, из их состава выделяются отдельные мышечные клетки (миобласты), железистые клетки перестают вырабатывать секрет и изменяются. Следовательно, исчезают структуры, связанные с функциональной активностью клеток. Повреждение органов всегда связано с нарушением нормальных условий существования клеток, в результате чего клетки испытывают деструкцию и гибель или дедифференцирование, заходящее более или менее глубоко.

Дедифференцирование претерпевают также многие клетки, находящиеся в нормальном физиологическом состоянии. Бóльшая часть клеток взрослого организма периодически претерпевает клеточное деление в ходе роста организма или физиологической регенерации. Во время деления размеры клетки увеличиваются, изменяется состояние протоплазмы и ядра, исчезает ядерная оболочка, равно как и ряд других характерных для функционирующей клетки особенностей — происходит частичное дедифференцирование клетки. Делящиеся клетки значительно больше сходны друг с другом, чем покоющиеся клетки разных тканей.

Явления дедифференцирования широко распространены при регенерации, они неоднократно описывались в литературе. Однако никому еще не удалось доказать, что в результате дедифференцирования развитие клетки идет назад, вплоть до эмбрионального состояния.

Таким образом, сторонники теории резервных клеток и их обратного развития (эмбрионализации) ссылаются на некоторые достоверные факты, но они используют их

4*

односторонне, неоправданно делают слишком широкие выводы, для которых нет оснований. Безусловно, что и в теории резервных клеток и в теории возврата клеток в эмбриональное состояние содержится доля истины, но все же эти теории искажают факты.

Какой же выход остается после того, как мы последовательно отвергли основные гипотезы, касающиеся источников возникновения регенерирующих органов, хотя эти гипотезы имеют широкое хождение в современном учении о регенерации. По-видимому, следует пойти по совсем иному пути, который был намечен в работах советских ученых Б. П. Токина, Н. В. Насонова, Л. Я. Бляхера, и принять, что клетки дифференцированных тканей взрослого организма, несмотря на наличие у них специфических свойств, способны к дальнейшему преобразованию и развитию. Следует пересмотреть прежнее представление, отказывавшее тканям взрослого организма в такой способности.

В предыдущей главе уже отмечались разнообразные проявления развития во взрослом организме, например, физиологическая регенерация, непрерывно идущая во многих органах. Правда, физиологическая регенерация у позвоночных в большинстве случаев включает развитие в пределах определенной ткани, например кожного эпителия. Однако у более низко организованных животных физиологическая регенерация может выражаться в смене целых органов или даже комплекса органов. Так, например, у гидроидных полипов отмечается периодическая гибель членов колонии — гидрантов и замена погибающих гидрантов новыми. У других колониальных животных — мшанок также обнаружена периодическая гибель членов колонии и их замена вновь образованными. То же явление свойственно асцидиям и т. д.

Несмотря на поразительные примеры регенерации, давно уже описанные в литературе, многие исследователи никак не могут совместить представление о взрослом организме с идеей развития. Они считают, что с наступлением взрослого состояния никакие преобразования уже невозможны, так как клетки имеют окончательно сложившееся строение. Поэтому развитие в условиях взрослого организма мыслится ими только как возврат к эмбриональному состоянию. Чтобы понять, что же на самом деле происходит при регенерации, нужно отка-

заться от этой мысли, от такого подхода к явлениям, протекающим в организме.

Нет сомнения, что клетки во взрослом организме в известной мере устойчивы и специализированы, они приспособлены к определенной функции. Однако эта устойчивость лишь относительная и при известных условиях, в частности, при нанесении повреждения, клетки переходят в активное в отношении формообразования и развития состояние. Чем же вызывается этот переход? Очевидно, нарушением обычных условий существования клеток. Травма и вызываемое ею накопление продуктов распада, разнообразные нарушения, вызванные повреждением, приводят к тому, что прежние структурные связи нарушаются и клетки получают возможность вступать в новые взаимоотношения. Это вызывает разнообразные изменения и, в частности, дает толчок процессам развития.

Для того, чтобы произошел такой ярко выраженный процесс повторного развития, как регенерация скелетных мышц нет необходимости в обратном развитии до эмбрионального состояния или в появлении резервных клеток. Процесс протекает иначе. Мышечные волокна дедифференцируются, и клетки приобретают способность к развитию. Они принимают участие в построении новой мышцы наряду с другими клеточными элементами, претерпевшими известное дедифференцирование.

Мы взяли наиболее простой пример образования новых частей органа, когда резервных или эмбрионального типа клеток, которые участвовали бы в восстановительном процессе, заведомо нет. Их участия нельзя обнаружить и в других случаях. Только преобразования клеток могут оказаться в этих случаях более сложными. Например, после ампутации хвостового конца тела у кольчатых червей покровные клетки, дедифференцируясь, принимают участие не только в образовании новых покровных клеток, но и нервной системы. Существо процесса, однако, от этого не меняется. И в этом случае регенерация происходит за счет специализированных в известном направлении клеток, которые претерпевают некоторое изменение, активацию, а отнюдь не за счет резервных или эмбрионализирующихся клеток.

Хотя в общем нет сомнений, что при регенерации происходит активизация дифференцированных клеток,

переход их в более подвижное состояние, позволяющее принять участие в процессе развития, но более конкретно эти явления изучены еще недостаточно.

Б. П. Токин считает, что в приобретении клетками формообразовательной активности главную роль играет их деление. По его мнению, только что разделившаяся клетка сходна с эмбриональной в том отношении, что обладает широкими формообразовательными возможностями. Клетки развиваются так же, как и организмы, их развитие начинается с момента деления и кончается полным дифференцированием. Каждый раз после деления клетка вновь возвращается к исходному состоянию и вполне способна принять участие в развитии.

В настоящее время вопрос об условиях перехода клеток в активное состояние остается нерешенным. Не совсем ясно также, какое отношение существует между этим переходом и делением клеток. Как бы там ни было, несомненно, что участие клеток в процессе развития, как правило, бывает связано с их усиленным делением (размножением). Это вполне понятно, так как образование нового органа требует непрерывного пополнения материала.

Основную роль в переходе клеток в активное формообразовательное состояние все же следует приписать частичному их дедифференцированию, происходящему при повреждении. Мы уже отмечали, что это дедифференцирование не нужно представлять себе как возврат к эмбриональному состоянию. Оно заключается в утрате части свойств, присущих клеткам неповрежденного органа, характерных для их дифференцированного состояния. Вместо этих свойств клетки приобретают новые, характерные для их активного состояния. Ни в какой мере такие клетки нельзя назвать просто дедифференцированными. Частично эти активированные клетки сходны с эмбриональными, но вместе с тем они всегда отличаются от них.

Л. В. Полежаев неоднократно подчеркивал в многочисленных работах значение дедифференцирования клеток в регенерации и на ряде примеров показывал ту огромную роль, какую играет повреждение старых тканей, поскольку оно приводит к освобождению и дедифференцированию клеток, служащих материалом для регенерационного процесса. Он считает дедифференцирование

клеток первой обязательной стадией регенерации, за которой следует стадия размножения клеток и их специализации. Это представление можно считать вполне обоснованным, так как клетки принимают участие в регенерации, лишь перейдя в активное состояние. Такой переход обязательно включает частичное дедифференцирование.

Не соглашаясь с представлением о полном сходстве клеток, принимающих участие в регенерации, с эмбриональными, мы исходим из общего положения, что не следует переоценивать близость регенерации к эмбриональному развитию. Помимо сходства, оба эти процесса имеют также и различия: в частности, такое различие существует между клетками, участвующими в обоих этих процессах. Клетки, осуществляющие восстановление, отличаются от клеток периода формирования организма. Они принадлежат тканям взрослого существа со всеми вытекающими отсюда последствиями. Условия, в которых они развиваются, также совсем иные, чем в эмбриональном периоде. Неудивительно поэтому, что, сравнивая эмбриональное развитие и регенерацию одного и того же органа, всегда удается обнаружить различие между ними. Эти различия могут быть двоякого рода. Во-первых, клетки регенерирующих органов сохраняют всегда ряд признаков, которые они приобрели в процессе развития и дифференцирования и по которым их можно отличить от эмбриональных. Во-вторых, часть старых структур сохраняется в регенерирующем органе наряду со вновь образующимися, что также накладывает на регенерационный процесс определенный отпечаток, отличая его от эмбрионального развития. Например, в ампутированной конечности сохраняется часть старых мышц, сухожилий, скелета, нервных стволов и т. д. Наконец, регенерация происходит совсем в иных условиях, чем эмбриональное развитие. На развивающиеся ткани действуют такие мощные факторы, как нервная система, эндокринные железы, которые не играют такой роли в процессах эмбрионального развития. Таким образом, можно говорить лишь о самом общем сходстве процессов регенерации и эбрионального развития.

Многие авторы, отождествляя регенерацию и эмбриональное развитие, стремятся во что бы то ни стало обнаружить при регенерации те же явления, что и при эмбрио-

нальном развитии. Они приходят, естественно, к ошибочным заключениям. Поэтому мы считаем, что регенерацию надо изучать во всем своеобразии этого явления, изучать

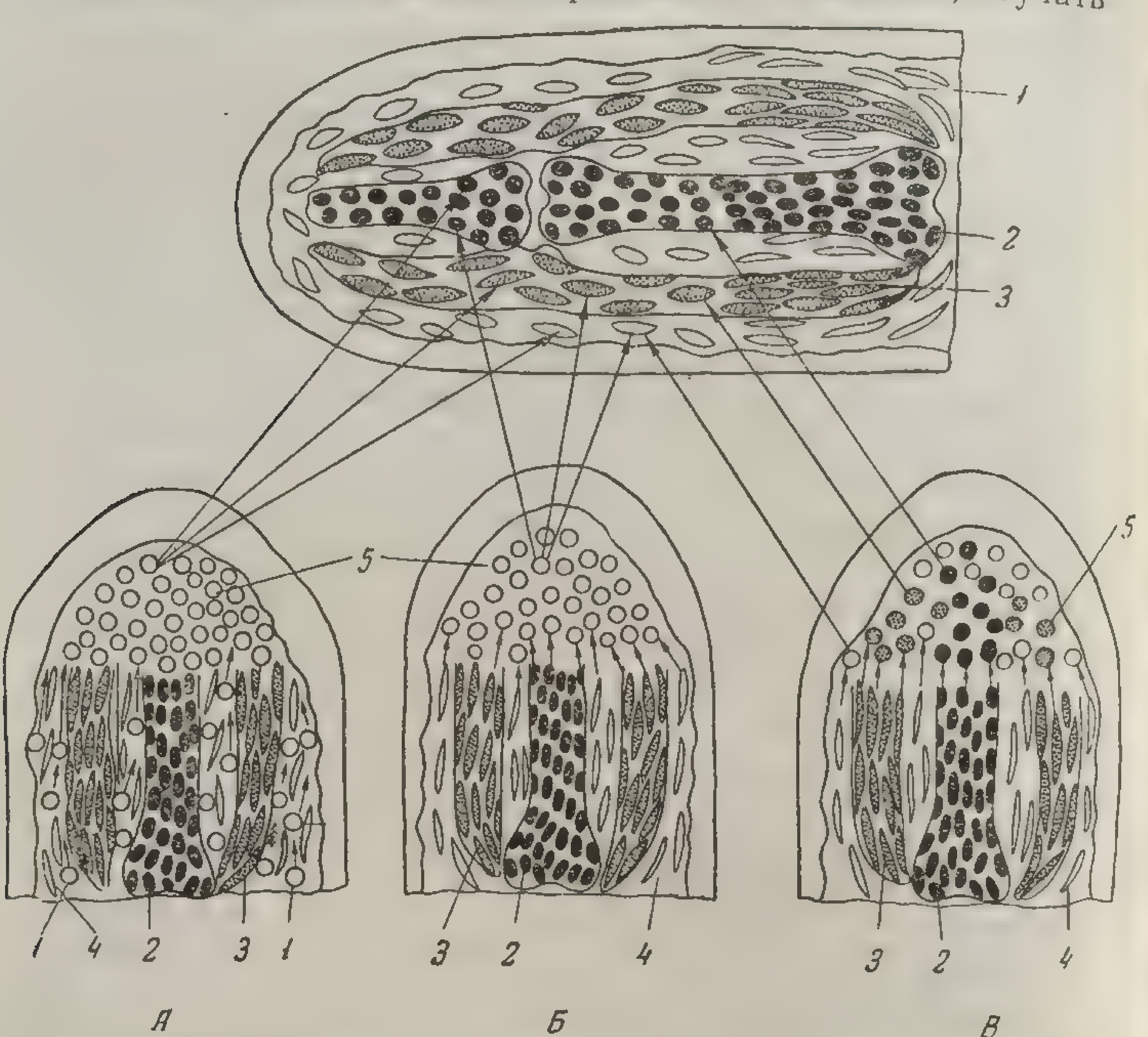


Рис. 13. Схема преобразования клеток при регенерации в соответствии с тремя основными теориями

Сверху — срез через регенерировавший орган. *А* — формирование регенерата в соответствие с теорией резервных клеток. *Б* — формирование регенерата по теории обратного развития клеток. *В* — формирование регенерата с позиций теории активации клеток. 1 — резервные клетки, 2 — кость, 3 — мышцы, 4 — соединительная ткань, 5 — регенерационная почка

в качестве процесса развития, происходящего во взрослом организме, и не пытаться сводить его к таким процессам, которые характеризуют более ранний период жизни организма.

Таким образом, регенерация не связана с переходом клеток в эмбриональное состояние, а может рассматри-

ваться как одно из проявлений свойственной взрослым организмам способности к развитию, основанное на переходе клеток в активное формообразовательное состояние. А. Н. Студитский называет такое состояние клеток «пластическим». Он подчеркивает его большое значение для восстановительных процессов (рис. 13).

В заключение можно сказать, что ознакомление с регенерационным процессом позволяет отметить некоторые черты, отличающие его от эмбрионального развития.

Источником регенерации являются клетки взрослого организма. Отсюда вытекает, что их обычное состояние должно нарушиться для того, чтобы они могли вступить в процесс развития, т. е. испытать активацию.

Процесс регенерации включает как деструктивные, так и прогресивные изменения. По сравнению с эмбриональным развитием первые преобладают, так как регенерация происходит на основе старой структуры и требует известной ее перестройки.

Масштаб регенерационных явлений может быть различен. В противоположность эмбриональному развитию он включает не только формирование целого организма, но также образование отдельных участков его органов и составных частей органов. Вместе с тем течение восстановительного процесса в различных случаях, несмотря на их особенности, имеет много общего, оно включает одни и те же обязательные стадии регенерации.

Способы регенерации могут быть неодинаковы. В одних случаях преобладает перестройка, реорганизация старых частей и формирование всех органов заново, в других — дополнение структуры, остающейся после повреждения, т. е. надстройка. Хотя степень проявления процессов реорганизации и надстройки может быть неодинаковой, все же они в той или иной мере характеризуют любой регенерационный процесс.

Глава III

ИЗМЕНЧИВОСТЬ РЕГЕНЕРАЦИОННЫХ ПРОЦЕССОВ

Регенерация — реактивный процесс, вызываемый необычным воздействием на организм. Это обусловливает значительное различие между регенерацией и эмбриональным развитием. На одной из важных сторон этого различия стоит остановиться более подробно, так как с нею все время приходится сталкиваться, изучая восстановительные процессы. Особенность, которую мы имеем в виду, заключается в сильной изменчивости регенерационных проявлений.

Изменчивость — общее свойство организмов, характеризующее все их морфологические и функциональные признаки. Нет поэтому ничего удивительного в том, что регенерационным процессам также свойственна изменчивость. Однако степень изменчивости может быть неодинаковой. Так, регенерационные процессы обладают очень сильной изменчивостью. Это зависит, по-видимому, от того, что репаративная регенерация всегда является результатом нарушения нормальной жизнедеятельности организма. В естественных условиях регенерация возникает в результате повреждения, наносимого другим животным или внешними факторами, т. е. сводится к выправлению нанесенного организму ущерба. Таким образом, репаративная регенерация — это не обычное явление, неоднократно повторяющееся и предусмотренное определенным устройством организма, это чрезвычайное происшествие, которое как бы застает организм врасплох, в результате чего он может реагировать на него по-разному.

Когда изучают эмбриональное развитие, то, естественно, встречаются с рядом изменений в строении и функции органов. Одни зародыши оказываются крупнее,

другие мельче, одни более жизнеспособны, другие менее. Более значительна изменчивость в тех случаях, когда эмбриональное развитие изучают в специально подобранных, искусственно созданных условиях, например, прослеживают за развитием куриных яиц в инкубаторе. Здесь нередко приходится сталкиваться с различными аномалиями развития, так как, собственно говоря, мы имеем дело не с естественным развитием, а с опытом, поставленным исследователем. Вспомним теперь, что регенерационные процессы всегда являются результатом воздействия, нарушающего нормальное состояние организма в природе или в эксперименте. Исходные условия регенерационного процесса остаются обычно недостаточно ясными, так как мы не знаем так точно состояние организма в момент повреждения, как мы знаем состояние яйца и температуру в инкубаторе. Неудивительно поэтому, что изменчивость в опытах по регенерации в сравнении с эмбриональным развитием будет гораздо большей.

Изменчивость регенерации заключается, с одной стороны, в том, что поврежденный орган не всегда регенерирует. С другой стороны, когда регенерация имеется, она может протекать по-разному.

Не нужно думать, что в тех случаях, когда регенерация ампутированного органа не наступает, отсутствует всякая реакция на повреждение. В том месте, где находится рана, наблюдаются явления, известные под названием заживления раны: стягивание ее краев, их сближение или закрытие образовавшегося дефекта новыми тканями. Заживление раны происходит всегда, так как в противном случае организм погибал бы от малейшего повреждения. Однако, когда не восстанавливается удаленный орган, принято говорить, что регенерации нет.

Наряду с отсутствием регенерации нарушение может выражаться в многочисленных отклонениях от нормы.

До сих пор, говоря о регенерационном процессе, мы подразумевали, что он приводит обычно к образованию такого же органа или комплекса органов, какой существовал до ампутации. Другими словами, предполагалось, что после удаления части организма происходит ее восстановление. На самом же деле регенерация далеко не всегда оканчивается полным восстановлением. Значительная часть опытов по регенерации заканчивается развитием органов, которые по строению и функции сильно

отличаются от удаленных. Отклонения в ходе развития регенерирующего органа от нормы, точнее от того пути, который привел бы к формированию органа, подобного удаленному, настолько часты, что это явление подверглось специальному изучению и получило название атипичной регенерации.

С первого взгляда может показаться, что атипичное развитие не составляет специфической особенности регенерационного процесса. Эмбриональное развитие также сопровождается в некоторых случаях возникновением разнообразных уродств и аномалий, так что можно думать, что мы сталкиваемся здесь с общим свойством всех процессов развития. Как мы увидим дальше, в области регенерации отклонения от нормы имеют несравненно бóльшее значение, чем при эмбриональном развитии. Более того, не изучив атипичную регенерацию, нельзя составить ясного представления о восстановительных процессах. Много недоразумений и противоречий, появившихся в результате опытов по регенерации, было бы устранено, если бы этому вопросу уделяли достаточно внимания. Можно прямо сказать, что знание атипичных форм регенерации в значительной мере определяет правильную позицию исследователя во многих спорных вопросах, касающихся регенерации. Для того, чтобы безошибочно решить, происходит ли в том или ином случае регенерация, надо хорошо знать ее атипичные проявления.

Что же понимается под атипичной регенерацией? Неправильно считать, что атипичная регенерация — это такой ответ на повреждение, который проявляется в меньшем числе случаев, в противоположность типичной регенерации, которая характеризует норму. Под атипичной регенерацией понимают появление таких особенностей, которые не были свойственны органу до ампутации, т. е. неправильное восстановление. Таким образом, регенерация, не обеспечивающая восстановления исходного строения и функции органа, должна считаться атипичной, независимо от того, как часто она происходит. Если орган постоянно обнаруживает неправильную регенерацию, т. е. его восстановление всегда оказывается несовершенным, то такой орган надо признать регенерирующим атипично, т. е. признать, что этому органу не свойственна типичная регенерация. Таким образом, атипичная регенерация может представлять вполне закономерное явление.

Не следует также думать, что атипичная регенерация сводится к возникновению уродств, образованию нежизнеспособных организмов или дефектных органов. В некоторых случаях это действительно имеет место. Однако в принципе атипичность регенерации означает лишь отклонение от строения, свойственного неповрежденному органу. Далеко не всегда это отклонение сопровождается возникновением уродств.

Атипичность означает нередко лишь своеобразное течение восстановления, обеспечивающее развитие органа, хотя и не совсем подобного удаленному, но способного хорошо функционировать.

Существует несколько форм атипичной регенерации, причем каждая из них имеет разновидности. Не останавливаясь на отдельных деталях, перечислим лишь основные формы атипичной регенерации.

Одной из наиболее парадоксальных, поражающих воображение наблюдателя форм атипичной регенерации является образование взамен удаленного органа другого правильно сформированного органа, но принадлежащего иной части тела. Этот вид атипичной регенерации был обнаружен у большого числа различных представителей беспозвоночных животных. Таким образом, он относится к довольно распространенным формам атипичной регенерации. Примером ее может служить развитие ствола вместо гидранта у гидроидных полипов при недостатке кислорода в окружающей среде. Американский ученый Леб обнаружил это явления, втыкая головной конец отрезка ствола морских полипов в песок. На погруженном в песок конце в таких случаях всегда формировался ствол, а не гидрант, и наоборот, на свободном конце вместо ствола развивался гидрант. Леб назвал это явление, характеризующееся регенерацией иного органа, чем тот, который был удален, гетероморфозом. В дальнейшем термин «гетероморфоз» стали употреблять во всех случаях, когда регенерирующий орган отличался от удаленного. Описываемая форма атипичной регенерации свойственна главным образом беспозвоночным животным. У позвоночных гораздо труднее, изменяя условия опыта, получить регенерацию одного органа вместо другого.

В качестве примера следует описать более подробно один из случаев такого рода, о котором мы вкратце уже

упоминали. Если у аксолотля или тритона вырезать участок кожи и мышц на боку над конечностью то дефект скоро восполнится за счет образования таких же тканей. Иная картина наблюдается, если отвести нерв конечности

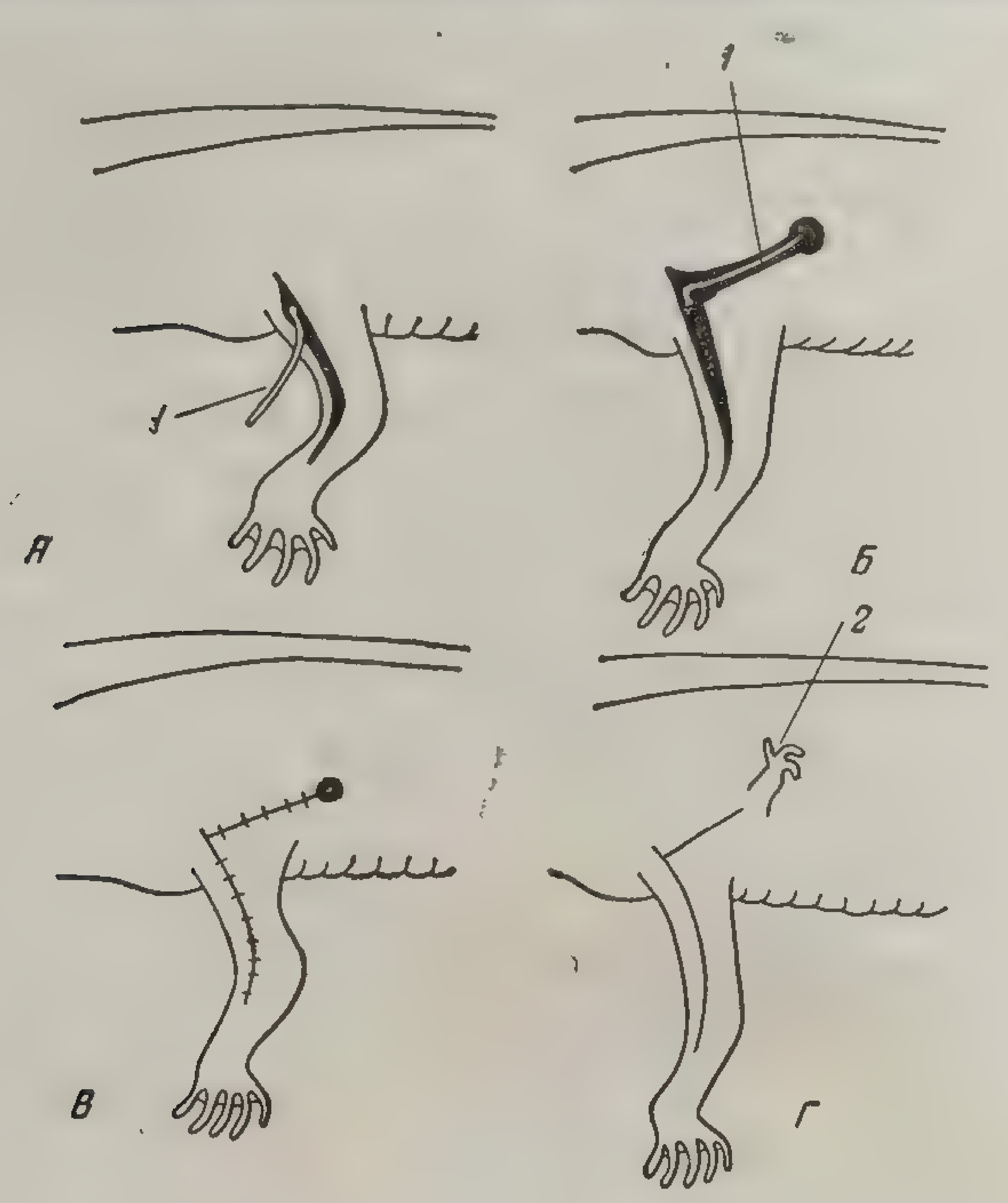


Рис. 14. Развитие добавочной конечности у аксолотля при отведении седалищного нерва в область, примыкающую к основанию конечности.

А. Б, В — последовательные моменты операции; *Г* — добавочная конечность, образовавшаяся в месте отведения нерва. 1 — седалищный нерв, 2 — добавочная конечность

в место ранения. Этот опыт изображен на рис. 14. Отпрепаровывают седалищный нерв, отделяя его осторожно от прилежащих к нему тканей и отводя в сторону. Затем проводят разрез от основания конечности кверху через кожу и мышцы и укладывают нерв по дну образовавшегося желобка. Зашивают поверх нерва разрезанную кожу и мышцы, а кончик его выводят к наиболее отдаленному

краю разреза. При таком отведении нерва за пределы конечности происходит не простое заживление ранения, а регенерация дополнительной конечности. Таким образом, удается вызывать развитие конечности на необычном для нее месте под влиянием нерва.

Случаи восстановления вместо удаленных органов таких, которые отличаются от исходных, дали основание некоторым авторам утверждать, что при регенерации образуются органы более древнего типа, свойственные предкам данных животных. Так, ампутируя ножки у некоторых видов рачков, Е. А. Шульц обнаружил, что регенерирующая конечность имеет признаки свойственные другому, более древнему виду. Возникновение органов, характерных для предков, известно под названием атавизма. Здесь мы сталкиваемся с проявлением атавизма при регенерации. Правда, нередко трудно решить, действительно ли при регенерации проявляется атавизм или же исследователи имеют дело с нарушением строения, которое случайно совпало с признаками, свойственными предкам. Однако в ряде случаев, например при регенерации ножек у раков или чешуй хвоста у ящериц, наличие атавизма должно быть признано. Возникновение атавистических признаков, по-видимому, обусловлено, тем, что развитие, характеризующее восстановление органа, отклоняется от пути, свойственного типичному эмбриональному развитию, а способность к более древнему типу развития в тканях еще сохранилась и получила возможность проявиться.

Вторая форма атипичной регенерации — развитие избыточных частей органа наблюдается довольно часто. Примером такой формы регенерации может служить образование большего, чем встречается в норме, числа щупалец при регенерации ротового конуса у полипов, удвоение головного или хвостового конца тела у плоских и кольчатых червей, увеличение числа пальцев регенерирующей конечности вплоть до удвоения конечности у хвостатых амфибий (рис. 15) и т. д.

Еще более часто наблюдается третья форма атипичной регенерации — неполное восстановление органа. Оно может проявляться очень разнообразно: уменьшаются размеры органа, задерживается развитие отдельных его частей, нарушается дифференцирование и т. д. Американский ученый Чайлд описал серию форм регенериру-

ющего головного конца у планарий, изменяющихся в зависимости от того, насколько сильно нарушены условия восстановления. При небольшом нарушении возникают уродливые головы с двумя глазами и нормальными головными нервными стволами. При более сильном нарушении формируется голова с одним глазом, в строении нервных стволов наблюдаются изменения. Еще более атипичной оказывается регенерирующая голова, лишенная глаз, с уменьшенными слившимися нервными стволами.



Рис. 15. Удвоение регенерировавшей конечности у тритона

У земноводных (тритоны, аксолотли) недоразвитие может проявляться в уменьшении числа пальцев регенерирующей конечности и слияния костей голени в одну кость, в слиянии костей плюсны и предплюсны и т. д.

При неполном восстановлении нередко наблюдается развитие органа, который в известной мере приближается по своим свойствам к удаленному, но имеет более простое строение. Такое упрощение строения органа может зависеть от разных причин. В большинстве случаев оно является приспособлением к быстрой ликвидации последствий повреждения.

Сюда относится, например, образование рубцовой ткани на месте удаленного участка кожи, т. е. на месте кожной раны. Рубец отличается более простым строением, чем кожа, он состоит из грубой волокнистой ткани, бедной сосудами и нервами. В нем отсутствуют, как правило, кожные железы, и он лишен волос. Таким образом, рубец лишь закрывает дефект, но полноценно заменить вырезанный лоскут кожи он, естественно, не может. Другой случай упрощения строения регенерирующего органа представляет образование нового кончика хвоста у ящериц после ампутации или отторжения старого. Регенерировавший хвост в ряде отношений отличается от неповрежденного: в нем не раз-

вивается позвоночник (он заменяется хрящевым стержнем), плохо развит спинной мозг. Интересно, что у таких хорошо регенерирующих конечность животных, как хвостатые амфибии, хвост, восстанавливающийся после ампутации, так же не имеет правильного строения, в частности, в нем не развивается типичных позвонков, т. е. развитие не приводит к образованию строения, свойственного неповрежденному органу.

Наконец, особая разновидность неполной регенерации выражается в том, что восстанавливается величина органа, а не его внешняя форма. Эта разновидность атипичной регенерации — регенерация, происходящая путем гипертрофии, часто наблюдается и представляет поэтому большой интерес.

Неполная регенерация, характеризующаяся нарушением типичной формы органа, свойственна большинству внутренних органов позвоночных животных, таким, как печень, селезенка, почка и др. На беспозвоночных животных эта форма регенерации мало изучена, так как опыты на них заключались в удалении значительных участков тела, а не частей отдельных органов.

Упомянутая форма атипичной регенерации характеризуется увеличением остатка органа после удаления его части до размеров и веса, свойственных этому органу до ампутации. В этом отношении восстановление оказывается полным. Однако исходная форма поврежденного органа не восстанавливается. Это зависит от того, что не происходит отрастания недостающих частей органа от раневой поверхности и таким образом нанесенный дефект длительно сохраняется. Увеличение же органа происходит в результате его роста изнутри. При регенерации такого рода восстанавливается, следовательно, величина органа, но не его внешняя форма. Вместе с тем регенерировавший орган имеет более или менее нормальную структуру и функционирует так же, как до повреждения. Можно поэтому считать, что увеличение органа, являющееся реакцией на повреждение, действительно представляет восстановление, регенерацию. Это не беспорядочный рост, нарушающий структуру органа, а увеличение массы нормальной, функционально полноценной ткани. Атипичность регенерации выражается прежде всего в отсутствии восстановления исходной формы органа. Надо сказать, что структура и функция органов,

восстановившихся таким способом, исследованы еще недостаточно. Во всяком случае грубых нарушений функции и структуры органа не наблюдалось.

Мы отмечали уже, что для внутренних органов в противоположность большинству наружных основное значение имеет не внешняя форма, а определенное количество функционирующей ткани. В то время, как функция конечности неразрывно связана с определенной длиной органа, расчленением на пальцы, наличием суставов и т. д., для печени внешняя форма имеет второстепенное значение, так как функция ее связана не с осуществлением движения, а с выделением или переработкой тех или иных веществ. Можно думать, что разбираемый способ регенерации выработался также в результате стремления организма быстрее восстановить функцию поврежденного органа, причем восстановление внешней формы не имело большого значения. Это стремление не следует, конечно, понимать буквально. Все дело в том, что естественный, отбор закрепил свойство животных, которое оказалось полезным в борьбе за существование.

Как уже отмечалось, увеличение органов, происходящее после того, как естественный рост их прекратился, получило название гипертрофии. Поскольку восстановление органов, характеризующееся увеличением остатка органа без изменения его формы, представляет разновидность гипертрофии, М. А. Воронцова, чтобы отличить этот вид гипертрофии от остальных, предложила назвать его регенерационной гипертрофией. Она хотела подчеркнуть, что увеличение органа после повреждения является регенерационным процессом.

Однако некоторые авторы считают, что регенерация обязательно связана с отрастанием недостающих частей от раневой поверхности и что органы, не обнаруживающие этой особенности, способны лишь к компенсаторной гипертрофии. По их мнению, внутренние органы, которые после ампутации увеличиваются в размерах, но не восстанавливают исходной формы, обнаруживают не регенерацию, а только компенсаторную гипертрофию.

Это мнение, однако, нельзя считать основательным. Под компенсаторной гипертрофией, как это разбиралось в первой главе, понимается увеличение размеров органа, неподвергающегося повреждению, которое наступа-

ет в ответ на повреждение симметричного органа или органа, относящегося к той же системе. При регенерационной гипертрофии на повреждение реагирует как раз тот орган, который подвергается ампутации. Поэтому неправильно в таком случае говорить о компенсаторной гипертрофии. Мы имеем здесь дело с регенерацией, хотя и атипичной.

Имеются и другие, более глубокие соображения, оправдывающие эту классификацию. Авторы, считающие восстановление внутренних органов частным случаем компенсаторной гипертрофии, исходят из того, что между этими процессами существует большое сходство. Против того, что они сходны, трудно возразить, но вместе с тем между ними существуют вполне определенные различия, которые нельзя не принять во внимание. Регенерационная гипертрофия всегда следует за ранением органа со всеми связанными с ним явлениями, как-то: кровотечением, деструктивными изменениями, воспалительной реакцией и т. д. Этого не наблюдается при компенсаторной гипертрофии, где на повреждение реагирует другой орган, а не травмируемый. С другой стороны, эти же авторы не видят никакого сходства между регенерационной гипертрофией и регенерацией, с чем также трудно согласиться. Характерные особенности регенерации проявляются здесь достаточно отчетливо.

Исследователи, рассматривающие восстановление внутренних органов как компенсаторную гипертрофию, забывают, что отрастание от раневой поверхности не является обязательным признаком регенерации. Выше было показано, что при типичной регенерации, происходящей путем морфаллаксиса, отрастания тканей от раневой поверхности не происходит, а имеет место перестройка сохранившейся части организма.

Таким образом, мы вправе рассматривать регенерацию внутренних органов как атипичную регенерацию, связанную с неполным восстановлением (в данном случае изменением размера, но не формы органа) (рис. 16).

Отдельные случаи атипичной регенерации значительно отличаются по своему характеру друг от друга. Основное различие между ними заключается в том, насколько часто наступают отклонения от нормы. Можно выделить поэтому постоянную атипичную регенерацию, с одной стороны, и нерегулярную атипичную регенерацию, с дру-

гой. Первая, как показывает название, всегда протекает атипично. Нельзя считать, что постоянная атипичная регенерация не зависит от условий окружающей среды. Для нее, однако, характерно постоянство отклонений, возникающих даже при создании самых благоприятных

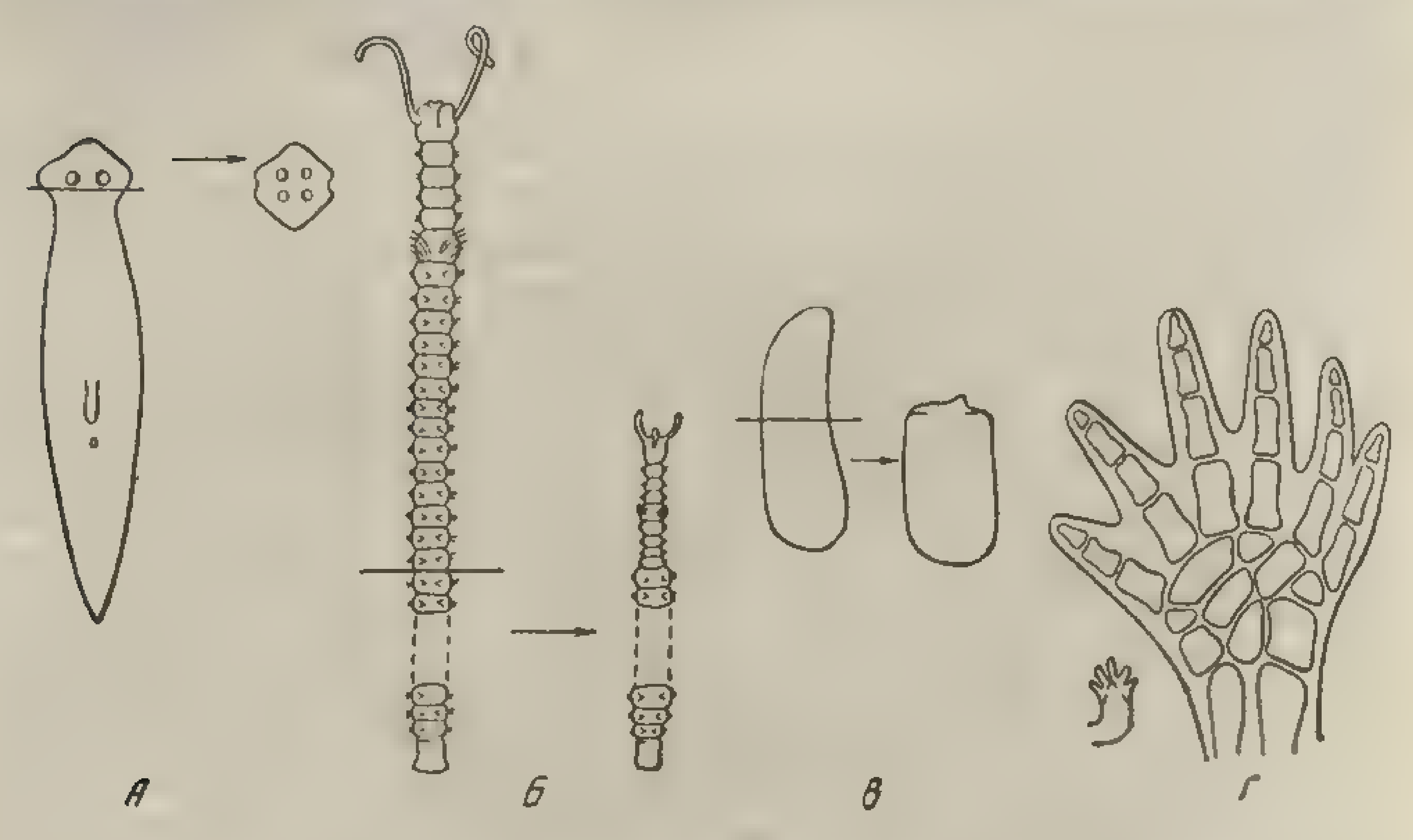


Рис. 16. Формы постоянной атипичной регенерации

А — гетероморфоз у планарии; *Б* — недоразвитие головного конца тела у кольчатого червя; *В* — регенерационная гипертрофия селезенки у мыши; *Г* — образование добавочных пальцев при регенерации у тритона.

условий для регенерации. Другими словами, орган, который проявляет ее, не способен к типичной регенерации.

Напротив, при нерегулярной атипичной регенерации отклонения от нормы возникают лишь в отдельных случаях в зависимости от условий опыта. Если нерегулярная атипичная регенерация вызывается известными условиями, она может быть, названа определенной, если эти условия неизвестны, то перед нами неопределенная нерегулярная атипичная регенерация.

Постоянная атипичная регенерация проявляется во всех формах, которые характерны вообще для атипичной регенерации. Наиболе часто встречаемой формой этой регенерации является образование одного органа вместо другого, т. е. возникновение гетероморфозов. Так, у некоторых видов планарий ампутация переднего конца тела сопровождается развитием его заново, вместо этого регенерирует задний конец тела. С другой стороны, если ам-

путировать головной конец планарии, то он не может восстановить недостающей части тела: на раневой поверхности формируется второй головной конец.

Близкие явления можно наблюдать у многих кольчатых червей. Ампутация головного конца тела у одних видов не приводит к нормальной регенерации. Удаленный

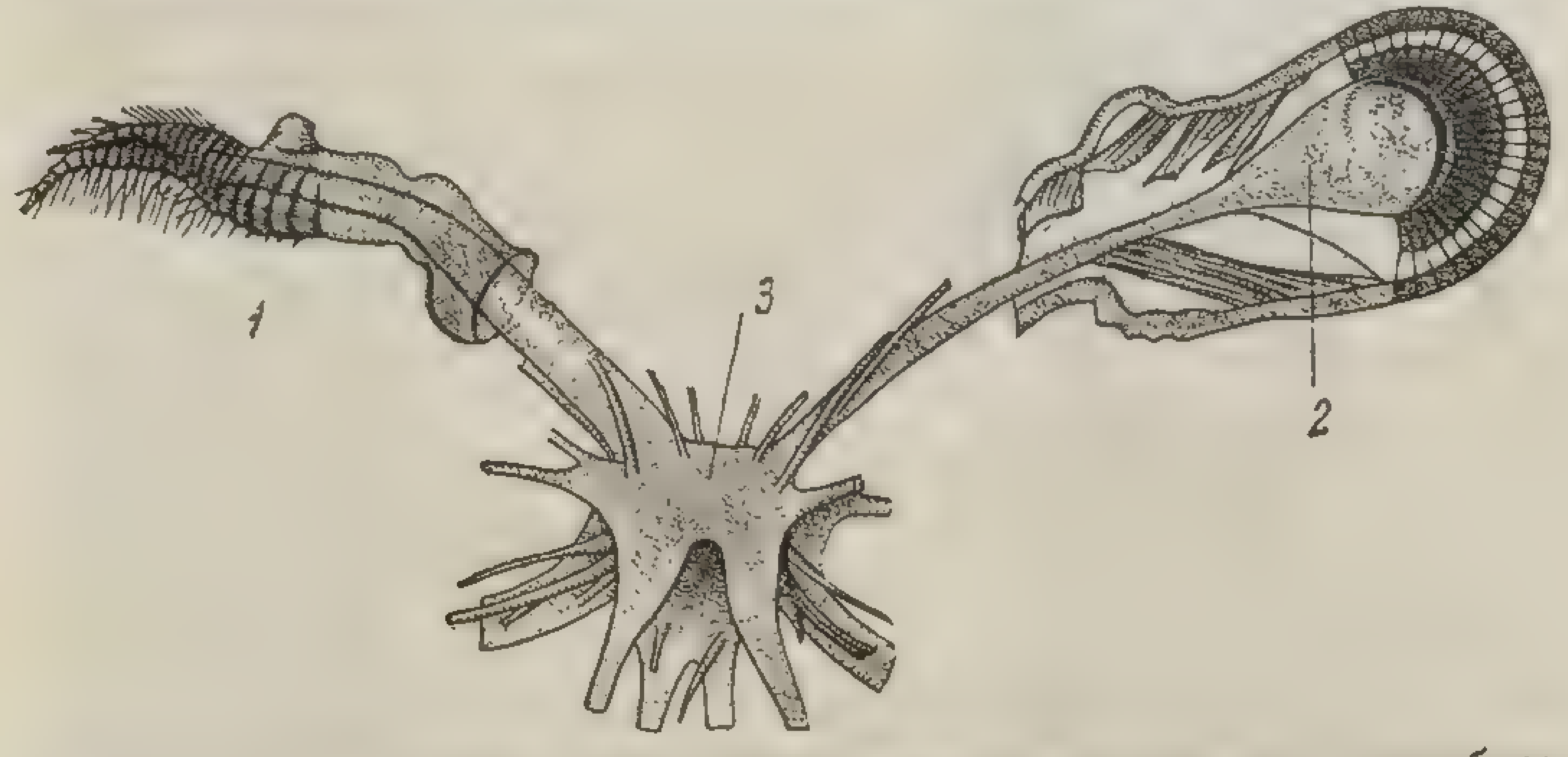


Рис. 17. Регенерация усика вместо стебельчатого глаза у ракообразных (по Гербсту)

1 — усик, 2 — глаз, 3 — нервный ганглий.

головной конец замещается хвостовым, т. е. такой червь имеет два хвостовых конца. У других видов головной конец может восстановиться, если разрез проходит на определенном уровне; ампутация, проведенная позади указанного уровня, приводит к формированию хвостового конца тела. Гетероморфозы такого типа обнаружены у большинства беспозвоночных животных.

Несколько иного рода гетероморфозы распространены у членистоногих. У них вместо удаленного регенерирует орган, который у нормальных животных находится в другом сегменте тела. Так, например, вместо ампутированного усика у некоторых видов личинок насекомых образуются лапки. Широко известен так называемый гетероморфоз Гербста: регенерация у ракообразных лапки вместо ампутированного сложного глаза, расположенного на стебельке (рис. 17).

У позвоночных животных таких резко выраженных гетероморфозов не описано, но все же они наблюдаются. Было показано, что у нескольких видов ящериц ампу-

тация передней или задней конечности приводит к развитию длинного хвостоподобного выроста (рис. 18). Явление это довольно подробно изучено видным исследователем процессов регенерации Э. Е. Уманским и его сотрудниками. Однако, как показали эти ученые, сходство хвостоподобного органа с хвостом лишь внешнее, по внутренней структуре он более сходен с конечностью.

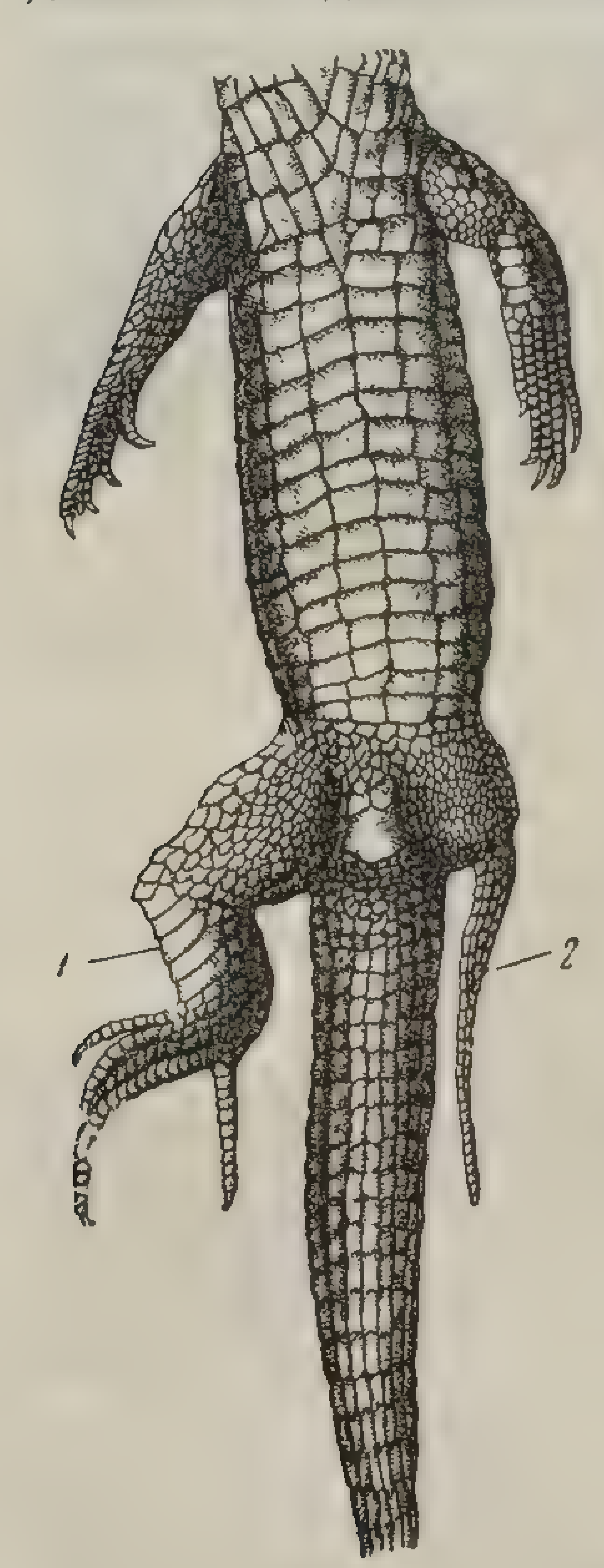


Рис. 18. Регенерация хвостоподобного органа вместо конечности у ящерицы.

1 — задняя конечность, 2 — хвостоподобный орган.

Неполное развитие регенерирующего органа довольно часто наблюдается при постоянной атипичной регенерации. Примером может служит формирование у многих кольчатых червей нового головного конца тела с малым числом члеников. Напротив, избыточная регенерация при постоянной форме атипичной регенерации наблюдается редко.

Выше мы проводили уже пример атипичной регенерации — заживление кожных ран у млекопитающих. Восстановление внутренних органов путем регенерационной гипертрофии может служить другим примером постоянной атипичной регенерации, так как эти внутренние органы всегда регенерируют подобным образом.

Постоянная атипичная регенерация, как и неспособность органов к регенерации, являются примерами особого типа изменчивости, характерной для восстановительных процессов, но не для эмбриального развития. Эмбриальное развитие приводит к формированию животных, приспособленных к существованию в определенной среде. Воз-

можны, естественно, нарушения этого развития, когда оно или совсем прекращается или приводит к образованию уродств. Однако такие нарушения происходят лишь при определенных условиях. Между тем постоянная атипичная регенерация, как и неспособность органа к регенерации, не представляют таких нарушений восстановительного процесса, которые характеризовали бы отклонение его от нормы, происходящее лишь в отдельных случаях, тогда как в других случаях он проявлялся бы в полной мере. Это единственная форма, в которой у органов проявляется реакция на повреждение, т. е. нарушение восстановления здесь — постоянное свойство.

Следовательно, в то время, как эмбриональное развитие приводит, как правило, к образованию органов, необходимых для поддержания существования организма, при регенерации наблюдаются несколько иные отношения. Часто трудно обнаружить, какое преимущество может дать животному регенерация в той форме, в какой она у него проявляется. Обратимся еще раз к случаю образования у ящериц вместо ампутированной ноги длинного выроста, напоминающего хвост. Обладание таким органом не дает животному никакого преимущества в борьбе за существование, хвостоподобный орган ни в какой мере не заменит утраченную конечность. Другими словами, значение регенерационных проявлений в некоторых случаях остается неясным. В противоположность эмбриональному развитию регенерация часто приводит к образованию неполноценных, неспособных к функционированию органов. Чем же можно объяснить это явление? До сих пор оно не только не получило объяснения, но даже не привлекло внимания, которого оно, безусловно, заслуживает.

Ключ к разрешению этого вопроса не будет найден до тех пор, пока исследователи не перестанут изучать регенерацию как изолированное свойство, не связанное с другими процессами, происходящими в организме. Необходимо рассматривать регенерацию как одно из свойств, значение которого может быть понято лишь при изучении взаимоотношения организма в целом со средой.

Действительно, сами по себе неспособность к регенерации или атипичная регенерация, выражающаяся в уродливом развитии, совершенно нецелесообразны

и можно только удивляться, как выживают организмы, обладающие такими свойствами. Нельзя, однако, забывать, что отдельные свойства организма могут оказаться нецелесообразными, но в целом животное всегда приспособлено к среде. Поэтому даже резко выраженная неполноценность регенерационной реакции не должна нас удивлять.

С другой стороны, можно предполагать, что проявления регенерационной способности, кажущиеся чрезвычайно странными, связаны коррелятивно с жизненно важными свойствами организма. Иными словами, в атипичных восстановительных процессах находят отражение другие, более важные особенности организации.

Учитывая эти соображения, нельзя с определенностью считать проявления атипичной регенерации нецелесообразными без более глубокого их анализа. Поскольку такие коррелятивные связи изучены пока очень мало, мы не будем останавливаться на этом вопросе.

Нерегулярная атипичная регенерация наблюдается еще чаще, чем постоянная атипичная регенерация. Ее можно обнаружить при восстановлении любого органа или любой части организма, она присуща всем организмам без исключения. При нарушении того или иного условия регенерации всегда возникают неправильности в течении процесса, получаются отклонения от существовавшего ранее строения органа. В одних случаях эти нарушения выражены резче, в других слабее, в зависимости от чувствительности тканей. Формы этого вида атипичной регенерации столь же многообразны, как и формы постоянной атипичной регенерации. Нерегулярная атипичная регенерация может проявляться, в частности, в виде гетероморфозов. Примером служит упомятутое явление — возникновение ствола вместо гидранта при погружении головного конца полипа в песок. В данном случае имеет место определенная нерегулярная регенерация. Этот тип регенерации может характеризоваться также недоразвитием или появлением избыточных частей. Например, при ампутации задней конечности тритонов, имеющей пять пальцев, иногда регенерируют четырехпалые конечности. В некоторых случаях возникают ноги с шестью или семью пальцами.

Неопределенная атипичная регенерация носит случайный характер, т. е. вызывается разнообразными при-

чинами, проследить которые трудно. Происхождение этого вида атипичной регенерации имеет те же причины, что и отклонения от нормы, наблюдаемые в ходе эмбрионального развития. Их источник — индивидуальная изменчивость. При развитии значительного числа яиц или зародышей животных часть из них всегда оказывается неполноценной и на той или иной стадии прекращает дальнейшее развитие. Часть же зародышей развивается дальше, но в их строении или функциональных отправлениях наблюдаются отклонения от нормы. Когда они бывают выражены резко, возникают уродства.

Точно такое же положение применимо и к регенерации. Определенный процент животных не обнаруживает регенерации после удаления органа, у части же животных регенерация происходит, но образующийся орган или их комплекс обладают известными аномалиями, регенерация оказывается атипичной. Это и есть нерегулярная неопределенная атипичная регенерация.

Нет необходимости приводить специально примеры, относящиеся к неопределенной атипичной регенерации. Они те же, что и при других видах атипичной регенерации. Различны лишь условия, вызывающие атипию. Если последняя вызывается нарушением условий, планируемым экспериментатором, то мы будем иметь дело с определенной атипичной регенерацией, вызываемой изменением условий; если же изменение хода регенерации возникает случайно, то мы столкнемся с неопределенной атипичной регенерацией.

Хотя в принципе нерегулярная атипичная регенерация не отличается от аномалий наблюдаемых в процессе эмбрионального развития, и имеет в общем то же происхождение, частота отклонений от нормы при регенерации значительно больше.

Ошибка многих исследователей, занимающихся изучением регенерации, заключается в том, что они рассматривают процесс регенерации как стандартно или однотипно протекающий. Другими словами, нанося ранение, они ожидают получить всегда один и тот же повторяющийся результат. В отдельных случаях такое представление кажется оправданным. Например, ампутируя конечность или хвост у тритона, можно не сомневаться, что примерно через один-два месяца ампутированные

органы полностью регенерируют. Но так обстоит дело далеко не всегда. Во многих случаях регенерационный процесс оказывается весьма неустойчивой реакцией, возникающей только при определенном подборе условий. Трудно даже перечислить все условия, которые могут иметь значение для успешного осуществления восстановления органов после повреждения. Иногда проявляется особая чувствительность по отношению к температуре и регенерация происходит только в узких пределах температурного оптимума. В других случаях важная роль принадлежит питанию и голодные или, наоборот, сытые животные обнаруживают слабую регенерационную способность. Регенерация может отсутствовать при нарушении любого из привычных для животного факторов внешней среды. Для водных животных, например, важное значение имеет состав солей в воде, в которой они живут. Поэтому условиям содержания животных в период, когда протекает регенерация, следует уделить большое внимание.

Не менее существенную роль играет общее состояние животного. Так, регенерационная способность обычно изменяется в период размножения и может совсем не проявляться. Спячка, линька и другие сезонные изменения также отражаются на регенерации.

Само собой разумеется, что необходимо учитывать возраст животных, так как на разных этапах развития регенерация проявляется по-разному.

Далее, регенерация в сильной степени зависит от уровня ампутации, от направления разреза, от характера раневой поверхности и т. д. Приведем несколько примеров. Если через тело молочной планарии провести поперечный разрез позади глотки, т. е. разделить ее тело на две половины, то задний фрагмент окажется неспособным восстановить головной конец тела. Основываясь на этом опыте, легко придти к заключению о слабой регенерационной способности планарии. Однако этот вывод будет неверным, так как, проводя разрез впереди от глотки, легко наблюдать восстановление головного конца тела. Этот пример показывает, что заключение об отсутствии регенерации нужно делать очень осторожно, так как можно не учесть какое-либо из многочисленных условий, соблюдение которых необходимо для получения регенерации.

Приведем следующий интересный пример. Если нанести простой разрез на стволе морского гидроидного полипа, то произойдет простое заживление раны. Напротив, если разрез будет иметь рваные края или если сделать несколько разрезов, расходящихся радиусом от центра раны, то, как показал Чайлд, на месте повреждения разовьется новый гидроидный полип.

Наконец, отметим, что конечность тритона, хорошо регенерирующая при удалении ее поперечным разрезом, оказывается неспособной к регенерации, если разрез провести продольно, параллельно длинной оси конечности.

Однако у читателя не должно создаться представление о регенерации, как о каком-то совершенно незакономерном процессе, наступающем только при исключительном стечении обстоятельств. Напротив, регенерационные явления очень распространены, все условия, от которых они зависят, могут быть изучены, но условия эти многообразны и роль их весьма существенна, поэтому нельзя подходить к изучению регенерации упрощенно.

На вопрос, способен ли тот или иной орган животного к регенерации и в какой степени, ответить далеко не просто. Несовпадение взглядов отдельных авторов зависит, как правило, от изменчивости регенерационных процессов в разнообразных условиях опыта. К сожалению, многие авторы не придают этому обстоятельству должного значения.

Обращаясь к таким спорным случаям, мы, естественно, будем отдавать предпочтение фактам, которые свидетельствуют о наличии регенерации. Совершенно неправильны выводы тех авторов, которые на основании полученных ими отдельных отрицательных результатов утверждают, что орган не способен к регенерации. Надо всегда считаться с возможностью, что отсутствие регенерации явилось результатом неблагоприятных условий постановки опыта, неучета какого-либо из многообразных условий.

Таким образом, большинство противоречий, накопившихся в области учения о регенерации, отражает лишь изменчивость регенерационных явлений. Фактические результаты, полученные разными авторами, вполне могут быть совмещены, если учесть роль условий в регенерационном процессе.

Представление об однотипности регенерационных явлений возникло в значительной степени в связи с тем, что, по мнению многих ученых, результат регенерации зависит в основном от особенностей клеток, находящихся в месте ранения. Они считают, что если разрез проходит через ткани определенного строения, то и восстановление будет всегда протекать одинаково. Эти ученые исходят из неправильного представления, что на повреждение реагируют клетки, а не органы. Между тем повреждение наносится именно органам. Следовательно реакция на повреждение, согласно их взглядам, не определяется состоянием этих органов.

Правильный подход к изучению регенерации основывается на представлении, что регенерация — это реакция на повреждение всего органа , а не отдельных клеток (или их комплекса). Изучая регенерационные процессы, нельзя недооценивать важное значение взаимоотношений, существующих между отдельными органами.

Обычно для обоснования представления, согласно которому решающее значение для хода регенерации имеют клетки, непосредственно прилежащие к раневой поверхности, используют опыты пересадки органов с одного места тела на другое. Такие органы регенерируют так же, как если бы они находились на прежнем месте. Например, конечность амфибий, пересаженная на спину, после ампутации части ее образует заново недостающий участок. Результаты этого опыта некоторые ученые рассматривают как доказательство независимости регенерационного процесса от взаимоотношений органов с остальным организмом.

В действительности же интересные опыты пересадки органов на несвойственное им место и последующая их регенерация свидетельствуют лишь о важном значении для исхода регенерации тканей, расположенных непосредственно в месте ранения. Можно привести ряд дополнительных соображений, говорящих о том же. Известно, например, что в регенерационный процесс обычно бывают втянуты клетки, близко расположенные от раневой поверхности, а элементы, расположенные дальше, не принимают в ней прямого участия. Вместе с тем нельзя не учитывать и других условий регенерации и считать ее чисто местным процессом, так как состояние регенерирующего органа, зависящее от его связей с другими

органами, отражается на ходе востановительного процесса. Кстати и местоположение органа не безразлично для него. Так, конечности, регенерирующие на спине, обычно обладают рядом аномалий. Часто они вообще не регенерируют. Такие конечности лишены функции, а это отражается на восстановлении, вызывая появление различных уродств. Можно привести и другие данные, свидетельствующие о значении разнообразных общих условий для хода регенерации. У гидроидных полипов недостаток и избыток кислорода в воде определяют возникновение на месте разреза гидранта или ствола, а также наличие или отсутствие регенерации. У амфибий подведение седалищного нерва к основанию конечности вызывает, как уже отмечалось, возникновение добавочной конечности.

Интересным примером тесной связи между отдельными органами, отражающейся на их регенерации, является взаимное влияние одновременной регенерации двух различных органов, в частности, хвоста и конечностей у головастиков. Было показано, что ампутация конечности вызывает более быструю регенерацию хвоста.

Мы можем сделать общий вывод, что возникновение и течение регенерации весьма изменчивы. На них влияют многообразные условия, и поэтому нельзя утверждать, что регенерация зависит в основном от свойств тканей или клеток, находящихся в месте ранения. Морфологические особенности этих тканей сами по себе еще не могут служить решающим показателем особенностей регенерации. Для того, чтобы их знать, необходимо более глубоко изучить ткани, установить их действительное состояние, раскрыть их связи с организмом.

Более глубокое понимание условий регенерационного процесса обеспечивается функциональным подходом, учетом не только морфологических, но и биохимических, физиологических и других изменений, отражающихся на регенерации.

Таким образом, сравнивая изменчивость регенерационного и эмбрионального процессов развития, мы должны подчеркнуть особое положение первого из них, его большую изменчивость.

При обсуждении вопроса об изменчивости регенерирующих органов и отличий регенерационных процессов от эмбрионального развития мы не касались изменений, пре-

терпеваемых клетками, являющимися источником регенерационного материала. Между тем последние представляют большой интерес и дают повод к многочисленным спорам.

Действительно, каков диапазон изменчивости клеток, вовлекаемых в регенерационный процесс? Могут ли клетки, входившие в состав одного органа, принять участие в регенерации совсем другого органа? Ограничивается ли их изменение пределами одной ткани или они могут превращаться в клетки другой ткани? Все эти вопросы требуют ответа.

Если придерживаться теории резервных эмбриональных клеток, то таких вопросов, собственно, не должно возникать. Дифференцированные клетки, с позиций сторонников этой теории, вообще не способны к формообразовательным изменениям, они всегда устойчиво сохраняют свои признаки. Развиваются, образуют регенерат лишь резервные клетки.

Поскольку теория резервных клеток имеет наибольшее число сторонников, во всяком случае за рубежом, среди исследователей в общем утвердилось мнение о сохранении в процессе регенерации специфических особенностей клеток, о невозможности перехода одного вида клеток в другой. Превращение клеток одной ткани в клетки другой получило название метаплазии. Большинство авторов отрицают, следовательно, существование метаплазии. Представление об отсутствии метаплазии особенно распространено в отношении млекопитающих животных и человека. Предполагается, что у них регенерация ткани происходит только за счет одноименной ткани. Этот вывод получил даже название закона специфической производительности тканей.

Несмотря на широкое распространение убеждения об отсутствии метаплазии, отдельные авторы подвергают его сомнению. Сторонники теории обратного развития, эмбрионализации клеток, напротив, считают, что имеются неограниченные возможности перехода одного вида клеток в другие; например, эпителиальных клеток в соединительнотканные и наоборот. Таким образом, выводы, к которым приходят представители этих двух теорий прямо противоположны друг другу. Поскольку одни из них вообще отрицают изменчивость клеток, а вторые признают ее чрезвычайно широкой, они, естественно, не ставят

вопрос об определении степени изменчивости клеток. Следовательно, задачи точного выяснения формообразовательных возможностей клеток, с таких позиций, не существует.

Отчего же так трудно установить с достаточной убедительностью, существует ли метаплазия при регенерации? Дело в том, что невозможно проследить за изменениями отдельных клеток в процессе регенерации. Вывод о превращениях, претерпеваемых клетками, делается на основании косвенных данных, а именно, на основании сравнения картин, наблюдаемых на гистологических срезах в последовательных стадиях регенерации. Так например, если на ранних стадиях регенерации обнаруживаются только клетки одних видов тканей, а на последующих стадиях появляются клетки других тканей, то заключают, что последние возникли из первых. Такой вывод, однако, весьма ненадежен. Действительно, трудно доказать, что клетки, обнаруживаемые на той или иной стадии регенерации, возникли именно из тех, которые ранее наблюдались в этом месте, а не переместились за это время из других частей организма, расположенных за пределами регенерационного очага. Даже в тех случаях, когда как будто наблюдаются переходные формы между клетками разных тканей, нет достаточной уверенности, что имеет место процесс метаплазии. В процессе регенерации клетки довольно сильно видоизменяются и легко принять такие измененные клетки за элементы, претерпевающие метаплазию, хотя на самом деле они не испытывают ее.

Чтобы иметь возможность точно решать вопросы, связанные с преобразованием клеток в процессе регенерации, очевидно, необходимо как-то маркировать их, например, окрасить для того, чтобы можно было проследить за их последующими изменениями, как это делают при изучении эмбрионального развития.

В последние горы разработан метод, который позволяет выносить объективное суждение о судьбе клеток и клеточных преобразованиях при регенерации. Этот метод заключается в том, что животному вводят радиоактивный изотоп, избирательно включающийся в определенные клетки. Изучая срезы органов таких животных спустя различные сроки после ампутации, можно определить, какие клетки являются маркированными, содер-

жат изотоп и, следовательно, произошли из тех клеток, в которые он первоначально включился. С помощью этого метода ученые установили, что у земноводных при регенерации конечности не происходит превращения эпителиальных клеток в соединительнотканные. К сожалению, метод введения радиоактивных изотопов применяется слишком недавно, поэтому изучение процессов метаплазии продвинулось вперед незначительно. Несомненно все же, что в дальнейшем ему предстоит сыграть важную роль. В настоящее время можно все же установить достоверные закономерности, характеризующие клеточные изменения. Как мы старались показать, регенерация происходит за счет активации клеток старых тканей, а не резервных или эмбриональных элементов. Отсюда вытекает, что клетки, участвующие в регенерации, по большей части не теряют своей специфичности и принимают участие в образовании тех же органов и тканей, в состав которых они ранее входили. Однако в связи с испытываемыми изменениями эти клетки в определенных условиях приобретают пластичность и могут образовать не только те ткани и органы, в состав которых они входили, но и некоторые другие. Это происходит в тех случаях, когда клеточные ресурсы организма ограниченны.

У низкоорганизованных животных пластичность клеток больше, чем у высокоорганизованных, особенно это касается их свойств, связанных с образованием определенных органов, а не тканевой принадлежностью. Так, клетки стебелька гидры, характеризующиеся специальным строением, при определенных воздействиях на них, например центрифугировании, служат источником образования всех остальных частей тела гидры (ротового конуса, тела). У амфибий клетки кожи конечности могут принять участие в образовании кожи хвоста и т. д. Число таких примеров легко увеличить.

Учеными описаны также случаи тканевых преобразований. У некоторых плоских и кольчатых червей при регенерации происходит образование нервных клеток из кожного эпителия, т. е. имеет место метаплазия. Центральная нервная система (нервные узлы) образуется у этих червей даже в тех случаях, когда старая нервная система полностью удалена. Это согласуется и с тем, что в эмбриональном развитии нервная система диффе-

ренцируется из наружного листка зародыша, который дает начало коже.

У кольчатых червей клетки перегородок между члениками, которые относят к числу клеток соединительной ткани, способны преобразовываться в мышечные и другие клетки. У червей немертин из отрезка тела, лишенного кишечника, регенерирует целое животное, обладающее кишечником. Таким образом, кишечный эпителий может образоваться у немертин из других клеток.

Приведенных примеров достаточно, чтобы показать, что в определенных условиях некоторые клетки способны к метаплазии. Но следует отметить, что это явление распространено не очень широко и доказанных случаев метаплазии, характеризующихся резким изменением свойств клеток, немного.

У позвоночных животных круг возможных клеточных превращений при регенерации сильно сужается. Все же известные перестройки, особенно характеризующиеся изменением свойств, связанных с образованием определенного органа, возможны. Интересный пример представляет регенерация хрусталика из края радужной оболочки у хвостатых амфибий. Если удалить христалик из глаза тритона, то из верхнего края радужной оболочки, имеющей совсем иное строение, чем хрусталик, в результате преобразования ее клеток, разовьется новый хрусталик. У млекопитающих преобразования клеток одной ткани в клетки другой не описано. Вместе с тем видоизменения в пределах одной и той же ткани вполне возможны. Как показывают многочисленные опыты, кость и хрящ при регенерации могут развиваться из рыхлой соединительной ткани. Возможны также видоизменения эпителия, когда эпителий протоков, например поджелудочной железы, превращается в железистый эпителий и т. д. Все упомянутые преобразования клеток связаны с их делением и активацией.

Таким образом, рассмотрев запутанный вопрос о метаплазии, можно сделать вывод, что принципиально она возможна, т. е. с метаплазией приходится встречаться при регенерации. Вместе с тем нельзя преувеличивать значения и распространения метаплазии. Пока не будут применены более точные методы исследования судьбы клеток, следует с большой осторожностью относиться к утверждениям о клеточных превращениях. История

учит нас, что авторы, описывавшие далеко идущие метаплазии, как правило, ошибались, принимая ожидаемое за существующее.

Как правило, клетки сохраняют тканевую специфичность, несмотря на претерпеваемое ими развитие, связанное с образованием новых органов в процессе регенерации. Поэтому надо считать несомненно ошибочным заключение ряда авторов, без малейшего смущения описывающих образование мышечных или эпителиальных клеток из лейкоцитов, хотя для таких выводов нет фактических оснований.

Процессы восстановления отличаются таким образом от близких к ним процессов эмбрионального развития. Регенерационные явления характеризуются большей степенью изменчивости, они не столь устойчивы, как процессы эмбрионального развития. В частности, они характеризуются наличием аномалий, а также различных атипичных форм регенерации. Наконец, клетки при регенерации также подвержены значительной изменчивости, их специфические свойства могут измениться.

Поскольку регенерация вызывается экспериментально и представляет собой ответ организма на повреждение, она нередко протекает менее совершенно, чем эмбриональное развитие, которое характеризуется большей регулярностью. Наконец, поскольку повреждение затрагивает не только ткани в месте ранения, но и органы в их многообразных связях с организмом, регенерационная реакция оказывается довольно изменчивой. К сожалению, все эти обстоятельства очень часто не принимаются во внимание при изучении регенерации. Мы увидим ниже, какое важное значение для понимания регенерационного процесса имеет признание значительной изменчивости этого процесса.

Глава IV

ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ РЕГЕНЕРАЦИОННОЙ СПОСОБНОСТИ ЖИВОТНЫХ

В конце прошлого столетия вокруг вопроса о происхождении регенерационной способности завязался большой спор, привлекший внимание многих ученых. Немецкий исследователь А. Вейсман утверждал, что регенерация возникла в процессе эволюции организмов в порядке приспособления к частым повреждениям. В результате естественного отбора у просто организованных живых существ развилась способность отвечать на повреждение восстановлением недостающих частей тела.

Мнение Вейсмана ожесточенно оспаривал американский ученый Т. Морган, считавший, что регенерация является первичным свойством организмов, присущим им с самого начала и поэтому не нуждающимся в объяснении его возникновения. И тот и другой авторы имели сторонников. В доказательство своей правоты они проводили опыты, которые должны были подтвердить правильность их точки зрения. Конечно, они не могли восстановить исторический процесс эволюции видов, но широко использовали данные о регенерационной способности различных организмов и их органов. По мнению большинства исследователей, победа в этом споре осталась на стороне Моргана, регенерацию стали рассматривать как первичное свойство живых существ.

Обращаясь снова к вопросу о происхождении регенерационной способности в свете современного учения о регенерации, следует признать, что оба названных автора были неправы. Оба они исходили из того, что регенерационная способность представляет обособленное свойство организмов, которое можно рассматривать изолированно от других их свойств. Достаточно согласиться с та-

кой предпосылкой и тогда, несомненно, придется признать, что регенерационная способность была присуща животным с самого начала, либо принять, что они приобрели ее в ходе эволюции. Однако сама общая предпосылка, что репаративную регенерацию, возникающую после повреждения, можно рассматривать независимо от других свойств организма, неправильна.

Конечно, трудно составить себе конкретное и достоверное представление о первичных живых существах, появившихся на земле много миллионов лет назад, но не приходится сомневаться, что они были способны к размножению. В противном случае они вымерли бы, не оставив после себя никакого следа. Вряд ли целесообразно конкретизировать способы размножения первичных организмов, но можно не сомневаться в том, что оно было бесполым, так как половая форма размножения достаточно сложна и требует ряда дополнительных приспособлений. Скорее всего следует представлять себе размножение первичных организмов в виде отделения, отрыва отдельных участков их тела, по существу, любых, которые становились затем дочерними организмами. Таким образом, чтобы сохранился вид, к которому они принадлежали, первичные живые существа должны были обладать способностью к размножению, т. е. к преобразованию части тела в целый организм. Это преобразование, конечно, было очень простым, оно сводилось, надо думать, к росту, так как первые живые существа имели довольно однородное строение.

Если это так, то можно думать, что таков же в общих чертах был и ответ организма на повреждение. Гибель участка организма, его отторжение сопровождались ростом оставшейся части, который продолжался до тех пор, пока эта часть не приобретала размеров, свойственных данному живому существу.

Рассмотренный пример показывает, что у первичных организмов способность к бесполому размножению и к регенерации в ответ на отторжение части тела фактически совпадали или во всяком случае были настолько близки, что их трудно разграничить. И в наше время существуют довольно многочисленные организмы, у которых способы размножения и регенерации довольно трудно разграничить между собой. Размножение их происходит путем разделения на несколько фрагментов, каждый

из которых превращается в дальнейшем в дочерний организм. В то же время при повреждении, выражающемся в отторжении какой-либо части такого организма, происходит восстановление, и оставшаяся часть преобразуется в целый организм. Преобразование (развитие) в целый организм происходит в обоих случаях одинаково. С этим явлением мы встречаемся у представителей простейших, кольчатых червей, асцидий и т. д.

Надо иметь также в виду, что, как бы просто ни были устроены примитивные живые существа, они должны были обладать способностью к физиологической регенерации, так как у них процесс жизнедеятельности приводил к изнашиванию частей тела, вызывая необходимость их смены. В этом отношении способность к восстановлению неотделима от самого существа жизненных явлений.

Таким образом, у примитивных организмов процессы размножения, физиологической регенерации и регенерации репаративной, наступающей после повреждения, очевидно, мало чем отличались друг от друга уже в силу простой организации этих существ. Различие заключалось лишь в назначении того или иного процесса: служил ли он целям размножения или смены изношенных частей, или, наконец, целям восполнения дефекта, возникшего в результате насильственного удаления части тела.

Следовательно, отправная позиция Вейсмана, пытавшегося отыскать причины возникновения регенерационной способности, была неправильной. Он подошел к изучению регенерации, рассматривая ее как самостоятельное свойство и не принимая во внимание, что в организме восстановительные процессы и развитие происходят всегда, а не только при повреждении, вызванном внешним воздействием. Трудно даже представить себе, как могла бы возникнуть регенерационная способность, если бы она не имела корней в самой основе организации живого существа. Поэтому частота повреждения могла лишь оказать известное влияние на степень развития регенерационной способности, но не породить ее. Вейсман в данном случае совершил характерную для него ошибку, игнорируя единство организма, рассматривая одно из свойств этого организма независимо от других.

Из сказанного вытекает, что регенерационная способность, поскольку она является отдельным специальным

свойством, также не может считаться первичным, присущим живому, качеством. Как уже было сказано выше, регенерационная способность основана на более общем свойстве организмов, проявляющемся в таких процессах, как размножение и физиологическое обновление. Поэтому называть регенерацию первичным свойством, имея в виду ее современные проявления, пожалуй, нет оснований. Этим мы не отрицаем способности первых живых существ реагировать на повреждение восстановлением, но думаем, что проявление указанной способности обеспечивалось теми же средствами, что и другие процессы развития. Взаимоотношение же регенерации с остальными процессами развития не оставалось, по-видимому, неизменным, оно подвергалось постепенной эволюции. Можно полагать, что на определенном этапе усложнения организации живых существ регенерационная способность стала в известной мере самостоятельным свойством и приобрела особые формы проявления.

Морган, считавший, что регенерация является первичным свойством живых существ, также был неправ, поскольку он ошибочно рассматривал регенерацию как исходное, независимое от других свойств, изменяющееся вне связи с окружающей средой. Полемизируя с Вейсманом, он отрицал приспособительный характер регенерации. С такой позицией никак нельзя согласиться. Регенерация, как и другие свойства организма, носит приспособительный характер. Не следует поэтому игнорировать ее значение в борьбе за существование. Нельзя не учитывать также ее изменений в процессе эволюции, которые прямо или косвенно всегда связаны с приспособлением к среде.

В заключение мы приходим к выводу, что регенерационная способность тесно связана с такими первичными свойствами организма, как размножение, обновление и др., и поэтому нет основания искать особой причины ее возникновения. Подверженность живых существ повреждениям могла лишь играть роль фактора, усиливающего регенерационные проявления, она не могла вызвать к жизни такое замечательное свойство, как репаративная регенерация.

Признание тесной зависимости репаративной регенерации от бесполого размножения и физиологической регенерации не может привести к отказу от изучения

изменения этого свойства в ходе исторического развития организмов. Ведь и формы размножения и физиологической регенерации, как и другие важнейшие свойства организмов, подвержены эволюционным изменениям, репаративная регенерация не составляет исключения из общего правила. Основная задача заключается, следовательно, в том, чтобы установить характерные закономерности, свойственные эволюции регенерационной способности у животных.

Рассматривая вопрос о регенерационной способности, следует вспомнить все, что было выше сказано о многообразии условий, от которых зависит регенерация. Поэтому, делая окончательный вывод о способности животного к регенерации, нужно проявлять большую осторожность.

В тех случаях, когда тот или иной орган оказывается неспособным регенерировать, очень важно выяснить, насколько устойчива эта особенность. Можно столкнуться как с полным отсутствием регенерационной способности, так и с ее ослаблением. Последнее наблюдается гораздо чаще. Действительно, по большей части приходится иметь дело с изменениями регенерационной способности, проявляющимися в том, что круг условий, в которых происходит регенерация, суживается. В то же время при определенном изменении условий удается получить регенерацию.

Как уже было сказано выше, необходимо различать два вида регенерационной способности: проявляющуюся при обычных условиях ампутации и обнаруживаемую лишь при дополнительных экспериментальных воздействиях. Таким образом, при определенной постановке опыта, при его многообразном варьировании часто удается получить регенерацию органа, который при простой ампутации никогда не восстанавливается. Вывод о полном отсутствии регенерационной способности того или иного органа бывает поэтому затруднителен, так как арсенал экспериментальных воздействий на организм очень богат и самое главное все более расширяется. Нет поэтому гарантии, что орган, который в настоящее время расценивается как неспособный к регенерации, не проявит ее в дальнейшем при подборе необходимых условий.

Проблема восстановления регенерационной способности органов, которые в обычных условиях не проявляют

ее,— большой и важный раздел учения о регенерации. Вполне очевидно ее теоретическое и практическое значение. Теоретическое значение заключается в выявлении возможности создавать такие условия, которые влияют на регенерацию, т. е. в приближении к пониманию механизма регенерационного процесса. Практическое значение опытов по восстановлению регенерационной способности сводится к возможности получить регенерацию органа, которая в обычных условиях отсутствует, что ведет к гибели животного или к существенным нарушениям его жизнедеятельности. Особенное значение этот вопрос приобретает для клинической практики, где часто приходится иметь дело с вялым течением регенерации или ее фактическим отсутствием, пагубно отражающемся на здоровье пациентов. Так, незаживающие раны, образующие язвы, нередко делают человека нетрудоспособным.

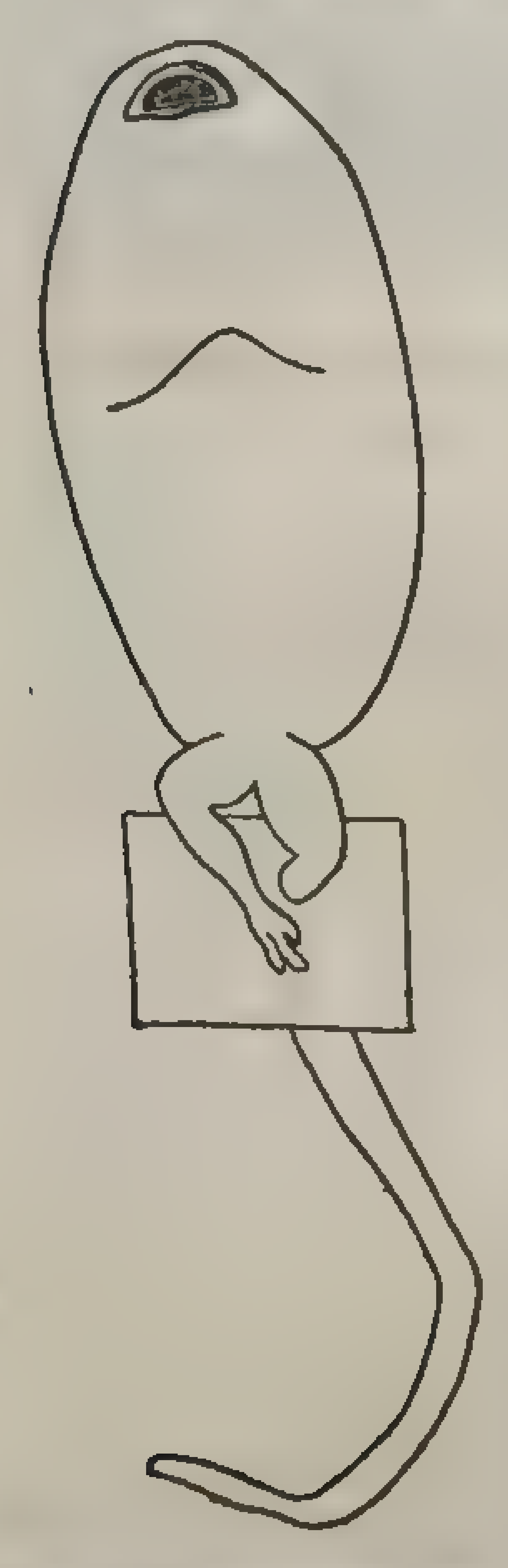


Рис. 19. Регенерация конечности у головастика под влиянием ее травматизации по Л. В. Полежаеву. Слева регенерировавшая конечность, справа нерегенерировавшая интактная конечность

О возможности значительного изменения регенерационной способности в условиях эксперимента свидетельствуют такие факты, как получение регенерации конечности у лягушек (рис. 19). Известно, что ампутированная конечность лягушки не регенерирует. Однако советский ученый Полежаев и американский ученый Роз обнаружили, что погружение конечности лягушки в раствор поваренной соли или некоторых других веществ приводит к регенерации удаленной части конечности, причем образуется характерная структура органа, например развиваются пальцы. В дальнейшем при описании регенерации у млекопитающих мы еще встретимся с такими примерами.

Выражение «восстановление регенерационной способности» не совсем точно, так как возможность получить регенерацию указывает на то, что способность к регенерации не была утрачена. Правильнее было бы говорить

о создании условий для проявления регенерационной способности, так как очевидно, что она не утрачена полностью, а лишь ослаблена. Однако выражение «восстановление регенерационной способности» уже вошло в употребление и нет необходимости от него отказываться. Нужно лишь ясно представлять его смысл.

Изучая эволюцию регенерационной способности, исследователь выясняет, насколько развита она у данного животного. Животных, совершенно лишенных регенерационной способности, мы не знаем. Выше отмечалось, что такие животные не смогли бы существовать, так как любое ранение приводило бы их к гибели в силу отсутствия восстановительных процессов (наползание эпителия на рану, скопление кровяных элементов у раневой поверхности, скрепление краев раны и т. д.).

Хотя все животные способны к регенерации, однако эта способность проявляется у них по-разному. Классификация регенерационных процессов, приведенная во второй главе, показывает, что некоторые виды животных способны к регенерации целого комплекса органов, другие же могут регенерировать лишь отдельные органы или их составные части. Основное внимание поэтому должно быть сосредоточено на выяснении особенностей проявления регенерационной способности и характера течения регенерационных процессов, дающих представление о полноте регенерации.

Выяснение закономерностей эволюции регенерационной способности имеет большое значение для определения характера регенерации у наиболее высокоорганизованных животных — млекопитающих, а также у человека. Известно, что у людей ампутированые конечности и многие другие органы не регенерируют. Возникает вопрос, в какой мере присуща человеку регенерационная способность, в какой форме она проявляется у него, какая связь имеется между регенерационной способностью высших и низших организмов? В какую сторону и как эволюционирует регенерационная способность? Изучение эволюции регенерационной способности путем исследования ее проявлений у различных видов животных должно в известной мере пролить свет на все эти вопросы.

Надо, однако, прямо сказать, что вопрос об эволюции регенерационной способности еще очень далек от разре-

шения. В нем много неясного и запутанного, большое количество противоречивых и фантастических представлений. В известной мере создавшееся положение зависит от того, что к этому сложному вопросу далеко не всегда подходят достаточно серьезно и не сознают в полной мере трудность его выяснения. Между тем затруднений возникает очень много, они носят как общий, так и частный характер.

Трудность общего порядка заключается в том, что сам эволюционный процесс идет сложными путями. Сложным поэтому оказывается обусловленное им изменение организации животных. Как известно, существующие в настоящее время типы животных нельзя расположить в один ряд, на одном конце которого находились бы наиболее просто, а на другом наиболее сложно организованные животные. Существующие формы животных не являются непосредственными потомками друг друга, они только связаны родством через общих предков. Отношения между отдельными типами поэтому довольно сложны. Так, например, наиболее высокоорганизованных животных и человека относят к типу хордовых. К этому же типу относят, однако, и асцидий, которые обладают довольно простой организацией, вполне сравнимой с организацией многих других типов животных, которые обычно характеризуют как низкоорганизованные. Таким образом, внутри типа хордовых происходит усложнение, подобное в общем усложнению, характеризующему систему животных в целом. В известной мере таково же положение других типов животных, в каждом из них имеются более просто и более сложно устроенные организмы. Кроме того, родственные связи между отдельными типами не всегда известны, некоторые из них представляют слепые ответвления, не имеющие последующих родственных связей с остальными типами. Отношения между некоторыми типами до сих пор не выяснены и многими учеными рассматриваются по-разному. Поэтому при сравнении регенерационной способности отдельных видов животных, нередко трудно решить, какой из этих видов отличается большей высотой организации. Это, естественно, затрудняет выяснение закономерностей проявления регенерационной способности у животных с различной организацией.

Трудности частного порядка довольно разнообразны.

Достаточно отметить, что для выведения закономерности изменения регенерационной способности надо располагать обширным фактическим материалом, надо знать, как протекает регенерация у самых разнообразных представителей животного царства. Между тем, хотя регенерацию изучают уже давно, многие формы животных или совсем не изучены или изучены еще в очень слабой степени. Иногда нет данных о регенерации развивающихся животных, иногда о регенерации взрослых. Это также мешает составить правильное представление о существующих закономерностях.

В области учения о регенерации очень распространена следующая ошибка. Ампутируют у животного тот или иной орган и наблюдают за последующими изменениями. В течение известного времени никаких следов регенерации не наблюдается. Вместе с тем животное, лишенное органа, не может далее существовать и погибает. На основании такого опыта делают вывод, что изучаемый орган не способен к регенерации. Несмотря на кажущуюся убедительность, такой вывод, конечно, не оправдан. В некоторых случаях действительно достаточно убедиться, что регенерация не началась спустя короткое время после повреждения. Тогда можно быть уверенным, что она не наступит и в дальнейшем. Но во многих других случаях регенерация начинается только спустя длительное время после ампутации. Преждевременная гибель животного может поэтому внушить неправильное представление о его способности к регенерации. Нередко, создавая лучшие условия содержания животных, удавалось продлить их существование и получить регенерацию. Так, например, большинство авторов, изучавших регенерацию у инфузории туфельки, пришли к выводу, что при удалении участков ее тела регенерация не наблюдается. Однако впоследствии выяснилось, что инфузория туфелька хорошо регенерирует, но только для получения регенерации необходимо, чтобы фрагмент ее тела существовал достаточно продолжительное время.

Особенно трудно изучение регенерационной способности паразитических животных, которые живут внутри других животных, носящих название хозяев. Для того, чтобы поставить опыт на таком животном, нужно отделить его от хозяина, поместить в искусственную среду, чтобы можно было провести операцию и осуществить

последующие наблюдения. Все это не легко бывает сделать. Поэтому регенерационная способность животных-паразитов изучена очень слабо. Лишь в последнее время удалось показать, что кровяные двуустки способны к регенерации при удалении участка их тела. Чтобы установить этот важный факт, пришлось долго искать такую среду, в которой двуустки могли длительное время жить и где за ними можно было наблюдать.

Трудно, конечно, предугадать все ошибки, которые можно совершить при постановке опыта по регенерации, но совершенно ясно, что для получения безупречных результатов нужно помещать животных в максимально благоприятные условия, особенно в первое время после повреждения, когда организм ослаблен и, возможно, лишен важных органов.

Несмотря на трудности, встающие перед исследователями, некоторые наблюдения над изменением регенерационной способности в зависимости от организации животных были сделаны уже давно. Это неудивительно, так как существование такой зависимости настолько очевидно, что для обнаружения ее не требуется особой проницательности. Однако далеко не сразу удалось точно сформулировать, в чем эта зависимость выражается.

Одно из первых обобщений в области изучения регенерации сводилось к тому, что с повышением организации животных их способность к регенерации органов ослабевает и полностью исчезает у наиболее высокоорганизованных животных-млекопитающих, а также у человека. В подтверждение такого общего вывода легко привести соответствующие примеры. Так, животные со сравнительно низкой организацией: кишечнополостные, планарии и т. д. способны к регенерации целого организма из участка тела. Среди более высокоорганизованных животных: членистоногих, позвоночных такой способности уже не наблюдается; они способны лишь к регенерации отдельных органов: конечностей, хвоста и т. д. Наконец, наиболее высокоорганизованные животные — птицы и млекопитающие — не могут регенерировать даже конечностей. После ампутации конечностей у них происходит лишь заживление раны и остаток органа так и сохраняется в дальнейшем в виде культи.

Подобные рассуждения о падении регенерационной способности с повышением организации животных мож-

но встретить у многих авторов. На эту закономерность обратил внимание Ч. Дарвин в своем труде «Изменение животных и растений в одомашненном состоянии», вышедшем в свет в 1868 г. В это время регенерация у различных животных была изучена еще в очень слабой степени. Однако исследователи, жившие позднее, продолжали придерживаться мнения, что с повышением организации регенерационная способность постепенно ослабляется.

По мере изучения большого числа видов животных и детального обследования реакции животных на удаление различных частей организма и отдельных органов, выяснилось все же, что закономерности эволюции регенерационной способности более сложны, чем казалось первоначально. Были обнаружены двоякого рода отклонения от правила о падении регенерационной способности по мере повышения организации животных. Во-первых, у некоторых видов, обладающих простой организацией, регенерационная способность оказалась плохо выраженной. Таких случаев было обнаружено чрезвычайно много. Так, например, регенерации ампутированных частей тела не было обнаружено у многих простейших, круглых и плоских червей и т. д.

Во-вторых, некоторые организмы, обладающие довольно сложным строением, как выяснилось, способны к хорошо выраженной регенерации. Так, у морских звезд наблюдали образование целого животного из одного отрезанного луча, т. е. происходило восстановление целого организма из фрагмента тела. Показательно, что многие кольчатые, т. е. сложно-организованные черви, так же обладают, как мы уже отмечали, максимально выраженной регенерационной способностью.

Наличие многочисленных исключений из правила о падении регенерационной способности по мере повышения организации животных вызвало поиски более приемлемых объяснений закономерностей эволюции регенерационной способности, таких объяснений, которые не находились бы в прямом противоречии с фактами.

Одним из первых этот вопрос поднял Вейсман. Он, однако, не думал отказаться от представления, что в ходе эволюции организмов их регенерационная способность падает, а у наиболее высокоорганизованных животных даже совсем исчезает. Вейсман старался сохранить

это представление путем внесения в него некоторых корректив. Он считал, что закономерности эволюции регенерационной способности не исчерпываются одним этим правилом, они более сложны. Для объяснения хода эволюции регенерационной способности, по мнению Вейсмана, надо привлечь еще один важный фактор, а именно: подверженность организмов повреждениям. Те органы, которые чаще других подвергаются повреждению, регенерируют лучше, чем другие органы, защищенные от опасности повреждения. Эта защита может зависеть от большей прочности органов, например, наличия у них плотного покрова, благоприятного расположения (недоступность для врагов или защищенность со стороны других органов). Усиление регенерационной способности в связи с частой повреждаемостью органа или, наоборот, ее ослабление в результате редких повреждений обусловлены естественным отбором. Отбор, таким образом, нарушает правильность изменения регенерационной способности, имеющей тенденцию ослабляться по мере повышения организации. Отсюда многочисленные исключения из этого правила. Таков основной смысл рассуждений Вейсмана.

Соображения Вейсмана о влиянии частой повреждаемости органов на развитие их регенерационной способности, несомненно, представляют интерес. Однако его взгляды страдают односторонностью и поэтому неприемлемы. Кроме того, Вейсман высказал их в голословной форме и не подтвердил конкретными наблюдениями. Между тем многочисленные факты показывают, что Вейсман явно переоценил значение частоты повреждения, которому подвергается тот или иной орган. В ряде случаев, как оказалось, органы, неоднократно подвергающиеся повреждениям, отличаются слабой регенерационной способностью, и наоборот, органы, которые защищены от опасности повреждения, хорошо регенерируют. Так, например, у многих дождевых червей регенерация протекает плохо, хотя они часто подвергаются ранениям. С другой стороны, конечности рака-отшельника, которые он прячет в раковину моллюска и которые, следовательно, защищены от повреждений, хорошо регенерируют. Вейсман категорически отрицал способность внутренних органов к регенерации. Он исходил из того, что они защищены от повреждений уже в силу своего положения

и могут испытывать ранения лишь в очень редких случаях. Вейсман даже ставил опыты, правда, в небольшом числе, целью которых было показать, что внутренние органы не регенерируют. Однако утверждение о неспособности внутренних органов к регенерации оказалось ошибочным. Многочисленными опытами было доказано, что некоторые из внутренних органов хорошо регенерируют даже при наличии небольшого их участка, а другие также в той или иной мере способны к восстановлению.

Таким образом, накопилось, много фактов, противоречащих взглядам Вейсмана. В своей совокупности они привели к тому, что теория Вейсмана была многими учеными категорически отвергнута.

Однако некоторые исследователи до сих пор полагают, что частая повреждаемость играет существенную роль в развитии регенерационной способности. В отдельных случаях значение повреждения для проявления регенерации, по-видимому, несомненно. Теоретически рассуждая, можно вполне допустить, что частое повреждение окажет влияние на регенерационную способность органа. Оно будет благоприятствовать выживанию таких животных, которые обладают большей регенерационной способностью и у которых орган быстрее восстанавливается. Все же одних теоретических соображений недостаточно для доказательства этого предположения. К сожалению, было поставлено слишком мало опытов по выяснению роли повреждений в развитии регенерационной способности; поэтому трудно точно решить, какова же роль подверженности повреждениям в эволюции регенерационной способности. Ясно лишь, что этот фактор не имеет такого значения, какое ему приписывал Вейсман. Организм имеет в своем распоряжении много средств защиты от опасности повреждения. Не исключено, что реакция организма будет заключаться в усилении средств его защиты или, напротив, средств, обеспечивающих удаление от опасности, например путем бегства. Даже если животные будут продолжать жить в прежних условиях, т. е. часто подвергаться повреждениям, у них могут возникнуть другие приспособления, позволяющие избежать опасности, но усиление регенерационной способности не произойдет.

Н. В. Насонов, крупный советский исследователь в области регенерации, приводит в одной из своих работ

такой пример для доказательства подобного предположения. Конечности млекопитающих животных, как известно, часто подвергаются повреждению. Значит ли это, что у млекопитающих конечности должны хорошо регенерировать? Совсем не обязательно. Процесс регенерации продолжается довольно долго. У крупных животных он редко заканчивается раньше, чем через один-два месяца. Если бы у млекопитающих конечность в течение продолжительного времени находилась в состоянии регенерации, т. е. долго сохранялся нежный регенерационный зачаток, то это представляло бы большую опасность для существования животных, прежде всего в результате легкой ранимости регенерата и проникновения инфекции. Поэтому с эволюционной точки зрения целесообразней, чтобы конечности млекопитающих не регенерировали, а рана, образовавшаяся в результате их повреждения, быстро закрылась бы. Таким образом, в некоторых случаях отсутствие регенерации оказывается более надежным средством защиты, чем выраженная регенерация.

Ошибка Вейсмана и его последователей в оценке роли повреждения в эволюции регенерационной способности заключается, как и во многих других случаях, в том, что они рассматривают регенерацию как самостоятельное свойство вне связи с другими особенностями и свойствами организма. Они игнорируют сложное единство различных свойств организма. Эту ошибку делали авторы, рассматривавшие происхождение регенерационной способности, ее же повторяют при выяснении закономерностей эволюции регенерационной способности. В этих ошибках проявляется метафизичность мышления Вейсмана, неумение рассматривать явления в их сложной связи друг с другом.

Вывод из всего сказанного может быть только один. Наличие частых повреждений, по-видимому, сказывается в известной мере на регенерационной способности. В какой именно степени и как — это вопросы, требующие специального изучения и опытов.

Чтобы обосновать мнение о влиянии частых повреждений на проявления регенерации, приводят обычно явления аутотомии или самокалечения. Действительно, эти явления очень демонстративны. Известным примером аутотомии является отламывание хвоста у ящерицы. В дальнейшем, как мы знаем, происходит регенерация хвоста. Ящерица обладает приспособлением, облегчаю-

щим отламывание хвоста. В хвосте имеется место наименьшего сопротивления между 5 и 7 позвонком, где в позвоночник вдаются глубокие щели. Отрыв хвоста происходит всегда именно в этом месте.

Способность к аутотомии, т. е. к отторжению конечности или хвоста, свойственна многим животным. Особенно она распространена среди насекомых. Обычно в конечностях личинок насекомых имеется участок, где эта конечность резко истончается. При повреждении конечности или схватывании за нее насекомое аутотомирует конечность именно в этом месте. Явления аутотомии свидетельствуют о влиянии частоты повреждения на развитие соответствующих приспособлений. Очевидно, в процессе эволюции у животных выработалась способность отторгать, отламывать орган, подвергающийся повреждению или удерживаемый врагом. Однако факты аутотомии не говорят против нашей точки зрения. Прежде всего приспособления, связанные с частым повреждением, касаются собственно способов быстрого отторжения органа, а не его восстановления.

Кроме того, мы не отрицали возможного влияния частого повреждения на изменение регенерационной способности, а только возражали против переоценки этого влияния.

Что касается регенерационной способности, то ее проявления у животных, способных к аутотомии, такие же, как у организмов, не обладающих этим свойством. Во многих случаях регенерационная способность органа одинакова в любой его части, т. е. как в тех участках, где происходит аутотомия, так и в остальных. Например, у ящериц можно отрезать хвост в любом месте, и он восстановится. С подобным же явлением мы встречаемся у насекомых.

Таким образом, ознакомление с аутотомией не вносит принципиальных изменений в те представления, которые были развиты выше.

В начале нашего столетия известный австрийский ученый Г. Пржибрам предложил свою схему эволюции регенерационной способности животных. Как и Вейсман, он исходил из необходимости внести поправки в представления о падении регенерационной способности животных по мере повышения их организации. Вместе с тем Пржибрам твердо стоял на той точке зрения, что в про-

цессе эволюции регенерационная способность неуклонно понижается. Основная мысль Пржибрама заключается в том, что ослабление регенерационной способности и ее конечное исчезновение зависят не только от повышения организации, но и от ее специализации, заключающейся в возникновении особых признаков, тесно связанных с приспособлением к специальным условиям существования. Другими словами, по Пржибраму, регенерация происходит хуже у животных, организация которых резко отклоняется в определенную сторону. Этой закономерностью Пржибрам объясняет слабую регенерационную способность многих животных, которые должны были бы хорошо регенерировать, если принимать во внимание только высоту их организации. Так, например, за счет специализации Пржибрам склонен отнести отсутствие регенерации у круглых червей, пиявок, насекомых, лягушек и т. д.

В теории Пржибрама очень много слабых сторон. В первую очередь трудно составить конкретное представление о признаках специализации. Как известно, все животные приспособлены к той среде, где они живут, и могут рассматриваться как специализированные. За исключением редких случаев трудно поэтому говорить о специализации организма в целом. Если же иметь в виду отдельные органы, то надо сказать, что далеко не всегда специализация ведет к отсутствию регенерации. Например, усики и другие придатки тела ракообразных, которые конечно, являются специализированными, хорошо регенерируют. Напротив, относительно мало специализированные (в отношении их общего строения) конечности позвоночных регенерируют у разных представителей этих животных по-разному. Так, у тритона наблюдается хорошо протекающая регенерация конечностей, а у лягушек — лишь заживление ранения.

Большинство примеров, приведенных Пржибрамом в подтверждение его концепции, оказались несостоятельными. Из его рассуждений можно сделать один оправданный вывод — о возможности ослабления регенерационной способности в ряде случаев, когда организация животных изменяется в определенную сторону под влиянием выработки специальных приспособлений.

Таким образом, попытки внести поправки в правило о падении регенерационной способности по мере повыше-

ния организации оказались неудачными и ни в какой степени не способствовали выполнению поставленной задачи. Напротив, они только показали недостаточную его обоснованность. Взгляды Вейсмана и Пржибрама оказались оправданными лишь в той мере, в какой они показали, что под влиянием частых повреждений или специализации могут наступать изменения регенерационной способности, не предусматриваемые традиционными представлениями.

Неудивительно поэтому, что крупный советский эмбриолог П. П. Иванов, долго работавший в области регенерации, в 1937 г. пришел к выводу о трудности установления какого-либо общего принципа, определяющего изменение регенерационной способности в зависимости от организации. Несмотря на это, большинство исследователей продолжали по традиции считать, что правило о падении регенерационной способности по мере повышения организации оправдывается и может считаться верным.

Только в 1948—1949 гг. вопрос о необходимости пересмотра установившихся представлений и отказа от признания этого правила был поставлен более решительно. М. А. Воронцова и А. Н. Студитский независимо друг от друга с разных позиций выступили с возражениями против традиционной точки зрения. М. А. Воронцова утверждала, что нет закономерной зависимости между постепенным повышением организации животных и их регенерационной способностью. Как понять это, казалось бы, парадоксальное утверждение? Разве можно отрицать, что у низкоорганизованных животных возможно восстановление всего организма из маленького фрагмента тела, а у млекопитающих и человека не отрастает даже ампутированная конечность? Разве можно сомневаться в столь несомненных фактах? Конечно, Воронцова, тщательно и долго изучавшая явления регенерации, не отрицает этих фактов. Не отрицает она также и известной зависимости регенерационной способности от высоты организации. Она хочет лишь подчеркнуть, что эта зависимость очень далека от закономерного уменьшения регенерационной способности по мере повышения организации. Например, полученные в опытах факты позволяют утверждать, что у высокоорганизованных животных не происходит восстановления целого животного из фраг-

мента тела. Вместе с тем нельзя обнаружить постепенного ослабления этого свойства по мере повышения организации. Оно исчезает у животных с различным уровнем организации.

Посмотрим теперь, какие факты противоречат этому правилу помимо того, о чем говорилось. Прежде всего, регенерационная способность очень сильно варьирует, причем эта вариация не зависит от высоты организации. Это обстоятельство особенно подчеркивал в своих высказываниях П. П. Иванов. Регенерационная способность может быть очень хорошо выражена у одного из близко родственных животных и не обнаруживается у другого. На всех систематических группах животных можно проследить справедливость этого положения. Так, например, некоторые простейшие обладают очень высокой регенерационной способностью. У инфузории трубача из небольшого кусочка тела восстанавливается все животное со всеми его характерными признаками. С другой стороны, можно сослаться на многих простейших, у которых регенерационная способность выражена в очень слабой степени. У них не восстанавливается даже небольшой отрезанный участок тела. В качестве примера можно взять многих жгутиконосцев, скажем эвглену. Между тем жгутиконосец — один из наиболее простоорганизованных представителей типа простейших. Самые сложноорганизованные простейшие — инфузории, как правило, хорошо регенерируют. Однако среди инфузорий имеются и такие формы, которые неспособны регенерировать участки тела.

У следующего типа животных — губок регенерация в типичной форме проявляется в слабой степени, хотя примитивность организации их очевидна. Правда, губки способны к другого типа восстановительным процессам. Так, протертые через кисею, они восстанавливают исходную организацию. По существу процесс восстановления животного после такого резкого нарушения очень близок к регенерации. Особенность губок заключается в том, что у них очень медленно происходит рост и поэтому кусочки губок не восстанавливают исходную величину. Как бы там ни было, показательно, что у таких низкоорганизованных животных регенерация выражена плохо. Пржибрам объяснил бы такое поведение специализацией. Возможно, это и так, но очевидно, что регенерация у гу-

бок не согласуется с представлением о хорошей регенерационной способности низкоорганизованных животных.

Вариация регенерационной способности в пределах одного и того же типа, класса и более низких систематических категорий в полной мере проявляется и у кишечнополостных. Гидроидные и коралловые полипы, как правило, хорошо регенерируют, тогда как у медуз регенерационная способность очень ограничена. Медузы представляют собой форму, характерную как для целого класса кишечнополостных (сцифомедуз), так и для полового поколения морских гидроидных полипов. В обоих случаях можно говорить о том, что регенерационная способность изменяется вне связи с высотой организации. Класс сцифомедуз не отличается высокой организацией, тем не менее регенерационная способность его ослаблена как по отношению к классу гидроидных полипов, так и коралловых полипов. Особенно демонстративно снижение регенерационной способности у гидромедуз, являющихся половым поколением гидроидных полипов. В этом случае совершенно очевидно, что регенерационная способность изменилась вне связи с высотой организации.

Делая вывод о том, что изменение регенерационной способности в том или ином случае не связано с высотой организации, нельзя отказываться от попыток анализа причин обнаруживаемых изменений. Более того, можно утверждать, что эти причины всегда коренятся в особенностях организации животного. При этом подразумевается, конечно, что опыт поставлен с соблюденим всех необходимых условий для осуществления регенерационного процесса.

Совершенно очевидно, что отсутствие регенерации, особая форма ее проявления или усиление регенерационной способности — все эти свойства зависят от конкретных особенностей животного, типичных проявлений его жизнедеятельности. Способность отвечать на повреждение восстановительной реакцией также имеет корни в организации животного. Следовательно, организация животного, помимо ее высоты, имеет ряд других характеристик. Поэтому недопустимо сводить все многообразные особенности организации только к ее высоте. Исследователи, усматривающие причины изменения регенерационной способности в высоте организации, слишком узко подходят к своей задаче. Необходим более глубокий ана-

лиз особенностей организации, сказывающихся на регенерационной способности.

Изучение эволюции животного мира показывает, что она имеет разнообразные направления. В одних случаях эволюция приводит к повышению организации животных, но во многих других такого повышения не происходит. Известный советский ученый-эволюционист А. Н. Северцов считал, что эволюция животных может идти или по пути ароморфоза (так он называл повышение организации) или по пути идиоадаптации (под которой он понимал приспособительные изменения, характеризующиеся тем, что организация животных изменяется, но остается на прежней высоте). Например, эволюция привела к последовательному повышению организации сердца в ряду позвоночных, от рыб к млекопитающим, начиная с двухкамерного сердца рыб и кончая четырехкамерным сердцем млекопитающих. Налицо типичный ароморфоз. С другой стороны, некоторые органы не претерпели такого усложнения. В частности, конечности многих позвоночных животных, сильно отличаясь друг от друга и будучи приспособлены к тому или иному образу жизни, в то же время имеют одинаковый уровень организации, как это характерно для идиоадаптаций. Если таковы общие эволюционные закономерности, то почему же при анализе эволюции регенерационной способности следует обращать внимание только на изменение высоты организации, почему надо игнорировать многообразные идиоадаптации? Создается впечатление, что при анализе, учитывающем только одну особенность организации животного — ее высоту, утрачивается понимание связи животного с конкретными условиями среды, и все внимание исследователя устремляется на установление одной абстрактной закономерности: зависимости регенерации от высоты организации.

Возвращаясь к нашему частному примеру и стараясь отыскать, с какими конкретными особенностями организации связано ослабление регенерационной способности у медуз, можно предположить, что такое влияние оказывает наличие студенистой массы, наполняющей их колокол. Это условие оказывает таким образом более сильное влияние, чем высота организации.

Особенно много примеров резкого изменения регенерационной способности внутри одного и того же семейст-

ва, рода или даже вида можно привести в отношении плоских червей. Так, планарий обычно используют в качестве классического объекта в опытах по регенерации. При этом, однако, далеко не всегда сообщают, что у многих планарий регенерационная способность проявляется

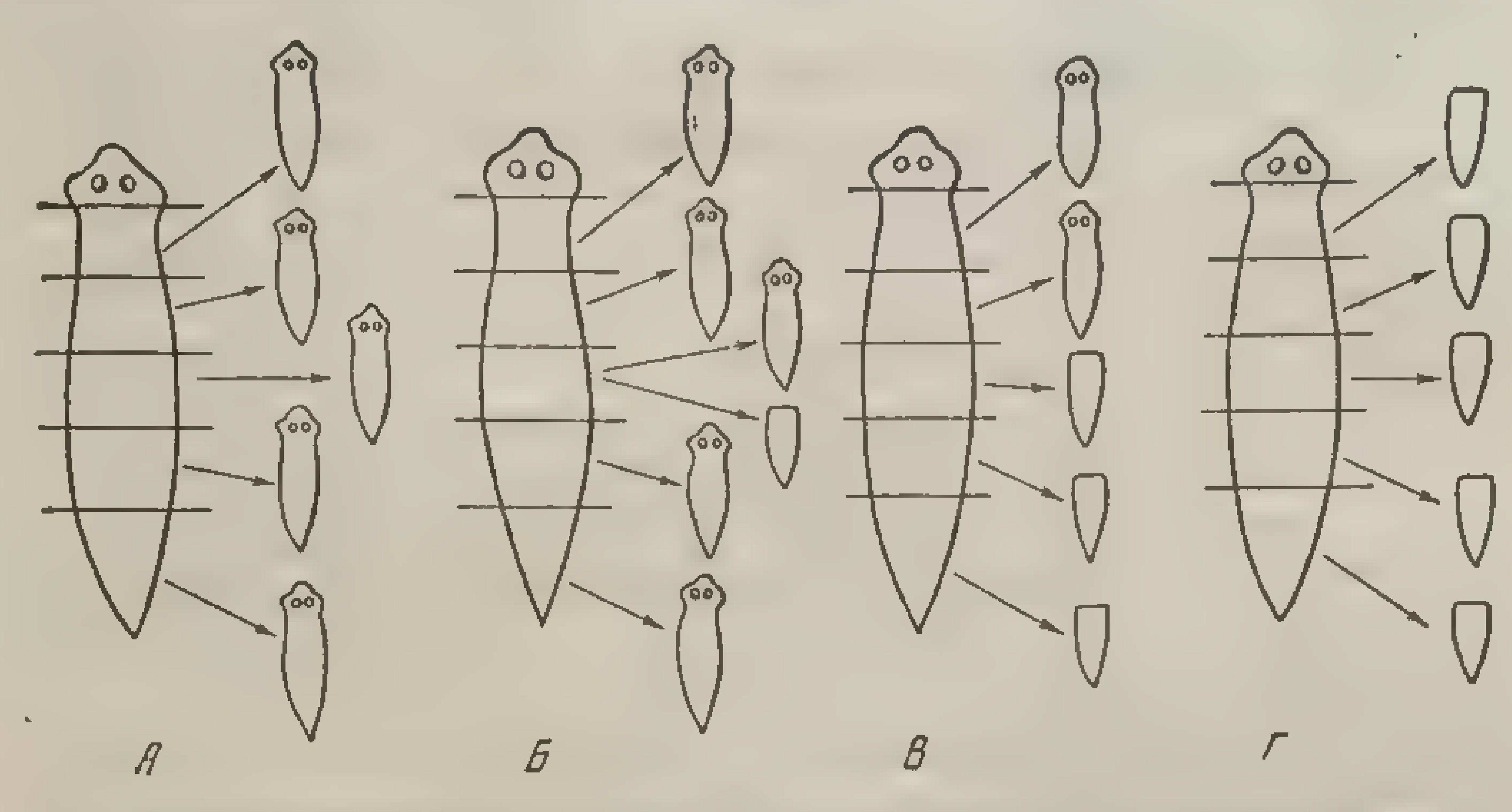


Рис. 20. Изменение способности к регенерации у различных видов планарий

А — вид планарий, у которого все части тела за исключением головы способны к регенерации целого организма; *Б* — вид, у которого средняя часть тела обладает слабой способностью к регенерации головного конца тела (в 50% случаев регенерации головы не происходит); *В* — вид, у которого задняя половина тела не способна к регенерации головного конца; *Г* — вид, не способный к регенерации головного конца тела

крайне слабо. Датский ученый Бренстед разделяет планарий на несколько групп по силе их регенерационной способности (рис. 20). Не останавливаясь на деталях, можно указать, что первая из этих групп характеризуется максимальным проявлением регенерационной способности, а последняя — минимальной; между ними имеются промежуточные ступени регенерационной способности. Так, планарии первой группы регенерируют голову при разрезе, проходящем через любую область их тела. Планарии пятой группы совсем не способны к регенерации головы.

Не менее значительны колебания в проявлении регенерационной способности у отдельных представителей других червей — немертин. Один из видов немертин обладает поразительной регенерационной способностью:

маленькие кусочки тела, вырезанные из любой области, восстанавливают целое животное. Другой вид немертин интересен тем, что начало целому животному у этих организмов дает отрезок тела, вырезанный из предротовой области. Хотя этот фрагмент тела лишен пищеварительного тракта, из него образуется целая немертина с органами пищеварения. Немертины близкого вида уже неспособны к такой регенерации, хотя по всем другим признакам они почти неотличимы друг от друга. Имеется много таких немертин, у которых регенерации пока не удалось обнаружить.

Круглые черви, как об этом уже сообщалось, отличаются крайне слабой регенерационной способностью, несмотря на их низкую организацию. Пржибрам объясняет это их специализацией, но скорее всего дело заключается в том, что у круглых червей число клеток строго ограниченно и поэтому восстановление протекает у них с большим трудом, главным образом за счет перестроек.

Многие из кольчатых червей, которые по своей организации значительно выше предыдущих групп, обладают прекрасно выраженной регенерационной способностью, проявляя ее в максимальной степени. Например, у некоторых кольчатых червей один изолированный членик может дать начало целому организму. Однако далеко не все виды кольчатых червей обладают такой хорошей регенерационной способностью. Многие из них не регенерируют даже нескольких члеников, не говоря уже о возможности формировать заново головной конец тела.

Среди членистоногих опять-таки приходится сталкиваться с большими вариациями в проявлении регенерационной способности. Многие ракообразные, например речной рак, хорошо регенерирует конечности, другие же (многие низшие раки) — не способны к этому. Насекомые во взрослом состоянии не регенерируют, но это зависит не от высоты их организации, а от того, что тело их покрыто плотным хитиновым панцырем, который не дает возможности развиваться регенерирующему органу. Хитиновый покров имеется и у ракообразных, и у личинок насекомых, однако у них он систематически сбрасывается, происходит линька, после которой образуется новый хитиновый покров. В промежутках между линьками происходит выход регенерирующего органа наружу и его заметный рост. У взрослых насекомых линька прекра-

щается и поэтому осуществление регенерации оказывается заторможенным. Интересно, что если ампутировать конечность таракана, то, как показал Л. Н. Жинкин, под хитиновым покровом можно обнаружить зачаток новой конечности, которая, однако, не имеет возможности развиваться как следует и сохраняет зачаточный вид. Таким образом, в данном случае падение регенерационной способности связано не с повышением организации, а с изменением определенных особенностей этой организации.

Мы никогда не закончили бы наше изложение, если бы занялись перечислением всех случаев вариации регенерационной способности, происходящих вне зависимости от высоты организации. Укажем еще только, что у позвоночных животных мы сталкиваемся с тем же явлением. Например, у некоторых рыб плавники, в частности хвостовой, хорошо регенерирует после их ампутации, даже когда разрез проходит у самого основания плавника. У других же видов рыб регенерации плавников получить не удается. Надо упомянуть также об очень слабой регенерационной способности миноги, стоящей по своей организации ниже рыб. Хвостатые земноводные — тритоны способны к регенерации конечностей, тогда как у бесхвостых земноводных — лягушек во взрослом состоянии эта способность, как правило, исчезает. Такое изменение регенерационной способности можно было бы, пожалуй, объяснить более высокой организацией бесхвостых земноводных, но некоторые из них способны регенерировать конечность после ее ампутации, так что дело здесь заключается не в высоте организации. Кроме того, уже тот факт, что у лягушек после экспериментального воздействия раствором поваренной соли удается вызвать регенерацию конечности, свидетельствует против предположения об ослаблении регенерационной способности в связи с повышением организации. В данном случае, не изменяя высоты организации, удается получить регенерацию при помощи такого простого средства, как поваренная соль.

Вторая категория фактов, не согласующихся с правилом о постепенном падении регенерационной способности животных по мере повышения их организации, заключается в том, что нередко очевидное повышение организации не отражается на проявлениях регенерационной способности. Кишечнополостные по своей организации

значительно выше простейших хотя бы в силу того, что они являются многоклеточными животными с двумя хорошо развитыми слоями тела, с нервной системой и другими сложными органами. Между тем по своей регенерационной способности кишечнополостные не уступают простейшим.

Значительное повышение организации наблюдается при переходе от кишечнополостных к плоским червям и от плоских червей к кольчатым. Плоские черви обладают разветвленным кишечником, выделительной системой в виде трубочек, нервной системой в виде стволов с головными узлами, которые представляют уже примитивный мозг и т. д. У кольчатых червей, помимо перечисленных выше признаков, имеется полость тела, появляются специальные органы дыхания и т. д. Несмотря на такое усложнение организации, регенерационная способность как плоских, так и кольчатых червей очень высока. Можно привести и другие примеры, когда повышение организации не приводит к ослаблению регенерационной способности, например при переходе от бесчерепных (их представителем является ланцетник) к позвоночным.

Каков же должен быть окончательный вывод о зависимости регенерационной способности от высоты организации? Рассматривая вопрос со всей беспристрастностью, очевидно, следует признать, что отыскать закономерную связь между постепенным повышением организации и изменением регенерационной способности не удается. Нельзя отрицать, что повышение организации может сказываться на регенерационной способности, но в ряде случаев оно может и не сказываться. С другой стороны, имеются факторы (подверженность повреждению, специализация и т. д.), отражающиеся на регенерационных проявлениях в гораздо большей степени, чем повышение организации. В результате не остается ничего иного, как признать известную зависимость между высотой организации животных и их регенерационной способностью. Этой зависимости, однако, не следует придавать решающего значения.

Иногда стараются поддержать концепцию об обратной зависимости между высотой организации и регенерационной способностью, ссылаясь на то, что зародыши различных животных обладают более высокой регенера-

ционной способностью, чем взрослые формы. Известно, что индивидуальное развитие животных повторяет их эволюционную историю, т. е. в процессе развития зародыш проходит стадии, напоминающие строение его предков. Так, у зародышей млекопитающих во время внутриутробного развития появляются жаберные щели, свидетельствующие об общих предках с рыбами и т. д.

Если у зародышей регенерационная способность выше, чем у взрослых животных, то можно думать, что это связано с постепенным повышением организации в ходе эмбрионального развития, отражающем соответствующее повышение организации в процессе эволюции.

Этот аргумент, однако, не очень убедителен. Заранее можно предполагать, что зародыши в общем будут регенерировать лучше, чем взрослые животные, уже в силу меньшей дифференцированности их тканей, а не более низкой организации. Кроме того, оказалось, что более высокая регенерационная способность зародышей также не является общим правилом. В ряде случаев приходится сталкиваться с таким положением, что взрослые формы обладают лучшей регенерационной способностью, чем личинки или эмбрионы. Так, например, взрослые асцидии, во всяком случае представители некоторых видов, обладают максимальной регенерационной способностью, они легко восстанавливают целое животное из небольшого участка тела. В то же время зародыши и личинки в слабой степени способны к регенерации даже при ампутации небольших участков тела. У личинок иглокожих регенерационная способность значительно ниже, чем у взрослых особей. Та же закономерность была обнаружена при изучении регенерации у зародышей планарий и у многих других форм. У зародышей бесхвостых амфибий регенерационная способность хвоста меняется в процессе развития самым причудливым образом. Она то оказывается очень высокой, то резко тормозится. Надо думать, что прав П. Г. Светлов, обнаруживший зависимость между скоростью развития животного и его регенерационной способнстью. Он считает, что чем скорее протекает процесс развития, тем слабее регенерационная способность зародыша, так как клетки, претерпевающие интенсивное развитие, с трудом втягиваются в восстановительный процесс. Поскольку у нас нет оснований сомневаться в существовании такой

закономерности, очевидно, регенерационая способность зародышей зависит не столько от высоты организации, сколько от других, более конкретных причин.

Наконец, нельзя не отметить, что в ряде случаев повышение высоты организации сопровождается усилением регенерационной способности, что стоит в прямом противоречии с обсуждаемым нами правилом. На это явление обратил внимание А. Н. Студитский. Он и его сотрудники выяснили, что регенерация некоторых органов у птиц и млекопитающих протекает скорее, чем у амфибий и других более низкоорганизованных позвоночных, и что некоторые проявления регенерационной способности выражены у первых лучше. Такого рода случаев обнаруживается все больше, по мере изучения явления регенерации исследователями, отказавшимися от традиционного подхода к вопросу о зависимости регенерации от высоты организации.

В конечном итоге мы приходим как будто к довольно печальному выводу, что в настоящее время не удается установить закономерности, которой подчиняется эволюция регенерационной способности животных.

Неудача исследователей, занимавшихся до сих пор этим вопросом, в значительной мере объясняется неправильным подходом к его разрешению, неправильными теоретическими позициями, которые занимали эти исследователи. Регенерационную способность рассматривали вне связи с другими свойствами организма, ученые пытались отыскать пути ее самостоятельной эволюции, независимой от эволюции других свойств. Никто из них не доказал, однако, что таков был в действительности ход эволюции регенерационной способности. Скорее можно предполагать обратное.

В первой главе было показано, что репаративная, посттравматическая регенерация является лишь одним из многочисленных восстановительных процессов, свойственных организму. Многие из них играют в жизни животных более важную роль, чем регенерация после повреждения. Между тем исследователи, занимающиеся изучением регенерации, обращают внимание только на репаративную регенерацию и строят свои заключения главным образом на экспериментах, проводимых в этом направлении. Нельзя, конечно, отрицать большого значения экспериментального изучения регенерации. Вместе

с тем надо иметь в виду, что ранения, которые наносят экспериментаторы, часто не наблюдаются в природных условиях. Многие опыты по регенерации носят довольно искусственный характер, так как преследуют специальные цели и не направлены на выяснение отношений, характерных для животных в их природной обстановке. Есть основания считать, что решающую роль в эволюции регенерационной способности играют такие свойства, которые поддерживают на необходимом уровне восстановительные процессы, возникающие при заболеваниях животных или в результате влияния неблагоприятных условий среды. Эти свойства имеют большое значение для организма, так как он значительно чаще болеет или испытывает различные вредные воздействия, чем подвергается ампутации органов.

Усиление восстановительных процессов, проявляющихся при заболеваниях, может привести даже к ослаблению способности регенерировать удаленные органы. Во всяком случае это не исключено. Таким образом, должна существовать теснейшая зависимость между отдельными проявлениями восстановительных свойств. Поэтому вряд ли удастся понять закономерности изменения регенерационной способности, если не изучить и не принять во внимание разнообразные восстановительные процессы, происходящие в организме, и их тесную зависимость друг от друга.

Наш предшествующий анализ не является чисто негативным. Было установлено, что высота организации (как и другие ее особенности) сказывается на регенерационной способности. Можно считать доказанным, что имеется уровень организации, несовместимый со способностью животных к некоторым видам регенерации, например к восстановлению целого организма из фрагмента тела. Это обстоятельство правильно подчеркивает Б. П. Токин. Такой способностью обладают только относительно низкоорганизованные животные, хотя трудно сказать, с какими именно особенностями организации связано указанное свойство. Несомненно только, что высота организации отражается на формах регенерационного процесса, так как усложнение организации уменьшает формообразовательную пластичность организмов. Не следует только упрощенно формулировать эти закономерности, так как это мешает правильной трактовке получае-

мых данных и сужает кругозор исследователя. Можно с полной уверенностью настаивать на обоснованности двух положений. Первое из них сводится к утверждению, что регенерационная способность — это изменчивое свойство, причем изменения ее нередко носят довольно резкий характер. Действительно, как было выше показано, близкие друг к другу виды животных могут обладать разной регенерационной способностью, у одного из них она проявляется в максимальной степени, а у другого настолько слабо, что не совсем правильно говорят даже о полном отсутствии регенерационной способности.

Таким образом, для значительных сдвигов в регенерационной способности достаточно, по-видимому, даже небольших изменений организации животных, связанных, как всегда, с их приспособлением к условиям существования. Однако эти приспособления могут не иметь непосредственного отношения к характерным особенностям ответа организма на повреждение.

Второй вывод из рассмотренного материала тесно связан с первым. Если ослабление регенерационной способности с повышением организации не является общей закономерностью, то, очевидно, нельзя считать, что у высокоорганизованных животных регенерационная способность обязательно должна исчезать. Тем самым открываются возможности для объективного изучения регенерации у млекопитающих и человека без предвзятого убеждения, что у них о настоящей регенерации не может быть и речи. Такое объективное изучение имеет не только большое теоретическое, но и практическое значение. Действительно, новый подход к вопросу о регенерационной способности млекопитающих животных и человека привел к углублению исследований в этой области, к открытию широких перспектив для дальнейшего изучения регенерации и возможности использования обнаруженных закономерностей в клинике. Этот вопрос, однако, настолько важен, что требует специального рассмотрения.

Глава V

СПОСОБНЫ ЛИ МЛЕКОПИТАЮЩИЕ К РЕГЕНЕРАЦИИ ОРГАНОВ?

Как это ни странно, учение о регенерации длительное время, собственно до последнего десятилетия, развивалось таким образом, что исследования, проводимые на млекопитающих, противопоставлялись исследованиям на всех остальных животных. Результаты опытов на беспозвоночных и всех позвоночных животных, за исключением млекопитающих, описывали и анализировали в общебиологической литературе. Результаты же, полученные в опытах на млекопитающих, относили к области медицины, и их использовали лишь в медицинской литературе. Таким образом, бо́льшая часть общих вопросов регенерации рассматривалась только биологами.

Учение о регенерации многие исследователи включают в эмбриологию — науку о развитии зародыша. Это объясняется тем, что эмбриологи занимались всеми явлениями развития, независимо от того, протекают ли они в зародыше или во взрослом организме. Такое положение сложилось исторически: развитие начали изучать на таких объектах, где оно протекало наиболее интенсивно и было лучше выражено, т. е. на зародышах. Лишь значительно позднее внимание ученых привлекли процессы регенерации и процессы постэмбрионального развития. К тому времени существовала уже сложившаяся и разносторонне разрабатывавшая свой предмет наука — эмбриология. Большинство исследователей, занимавшихся изучением регенерации и постэмбрионального развития, были эмбриологами и не считали целесообразным как-то отделять работы, проводившиеся на зародышах, от других, в которых описывались явления развития у взрослых организмов. В результате традиционный термин «эмбриология» был использован для обозначения всего учения о разви-

тии, хотя по его смыслу он для этого не годится, так как включает лишь развитие зародыша.

Существует, правда, термин «онтогенетика» в применении ко всему учению о развитии, но он редко употребляется. Недостаточное внимание к процессам регенерации объясняется также распространенной недооценкой явлений развития, происходящих во взрослом организме.

Таким образом, общее учение о регенерации излагалось в курсах эмбриологии или экспериментальной зоологии; обнаруженные в области регенерации закономерности сопоставлялись с закономерностями, свойственными другим явлениям развития, и в этом аспекте их рассматривали почти во всех руководствах и книгах, посвященных названным дисциплинам.

Совсем иное положение занимало учение о регенерации у млекопитающих. (В дальнейшем, говоря о млекопитающих, мы будем иметь в виду как животных, так и человека, не указывая каждый раз, о ком именно идет речь.) Ученые в основном занялись выяснением вопроса, за счет каких клеточных элементов протекает восстановление и какие факторы влияют на ход регенерации. Некоторые данные по регенерации обсуждались в курсе общей хирургии, отчасти общей патологии (патологической анатомии). Таким образом, учение о регенерации у млекопитающих разрабатывалось главным образом хирургами и патологоанатомами.

Само собой разумеется, что учение о регенерации очень проигрывало из-за того, что оно было искусственно расчленено на две части, разрабатывавшиеся независимо друг от друга. Биологическое учение о регенерации проигрывало от того, что данные, получаемые в опытах на наиболее высокоорганизованных животных, не сопоставлялись с остальными, стояли особняком от них. Проигрывали, однако, и исследования, проводимые на млекопитающих, так как они не получали общебиологического освещения и к ним подходили с довольно узкой точки зрения. Таким образом, целостное представление о регенерации у разных животных отсутствовало.

Чем же объяснить такое исключение млекопитающих из общего круга объектов, регенерационная способность которых подвергалась исследованию? Ответ на этот вопрос тесно связан с разбором представлений, упоминавшихся в предыдущей главе. Там уже была изложена

традиционная точка зрения, согласно которой способность к регенерации по мере повышения организации постепенно ослабляется, а у самых высокоорганизованных животных — птиц и млекопитающихся почти совсем исчезает. Известная регенерационная способность, впрочем, признавалась и за высокоорганизованными животными, но не к регенерации органов, а лишь к восстановлению отдельных тканей. Эту способность определяли как тканевую регенерацию. Таким образом, почти все животные считались способными к регенерации органов и только птицы и млекопитающие выделялись в особую категорию, которой приписывали способность к тканевой регенерации. Тем самым проводилась резкая граница между этими группами животных.

Следовательно, разделение учения о регенерации на две самостоятельные области считалось объективно оправданным тем, что регенерация у высокоорганизованных животных резко отличается от регенерации у всех остальных организмов. Поскольку регенерации органов у них не наблюдается, рассуждали сторонники этого представления, то и закономерности регенерационного процесса у них совсем иные, не сравнимые с теми, которые свойственны представителям всех остальных типов животных. Другими словами, различие между птицами и млекопитающими, с одной стороны, и более низкоорганизованными животными, с другой, носит качественный характер. Оно заключается не в том, что органы регенерируют у них по-разному, а в том, что млекопитающим вообще не свойственна регенерация органов.

Что касается регенерации тканей, то большинство авторов утверждало, будто она также выражена у млекопитающих очень плохо. Регенерируют, по их мнению, лишь некоторые ткани, причем их способность к регенерации крайне незначительна.

Мнение о неспособности птиц и млекопитающих к регенерации органов стало, как отмечалось выше, традиционным. В этом отношении между авторами не было разногласий. Такого мнения придерживались и Вейсман, и Морган, и Пржибрам и все другие крупные исследователи в области регенерации, неоднократно излагавшие и обосновывавшие его в книгах и руководствах. Лишь в 1948—1949 гг. советские авторы вперые выступили против этого представления.

Посмотрим теперь, что же понимали под тканевой регенерацией авторы, противопоставлявшие в этом отношении регенерационную способность млекопитающих и всех остальных.

Надо сказать, что мы не обнаружим ожидаемого единодушия между авторами, как только перейдем от их общих высказываний и определений к более конкретным представлениям. Необходимая ясность в этом важном вопросе отсутствует.

Большинство авторов понимают под тканевой регенерацией такую, которая характеризуется отсутствием восстановления типичной структуры органа. По их мнению, в ответ на повреждение происходит лишь беспорядочное разрастание тканей. Обычным примером тканевой регенерации в понимании этих авторов может служить заживление кожных ран у млекопитающих. При заживлении кожных ран, как известно, не происходит восстановления типичного строения кожи и на месте ранения образуется рубец, состоящий из плотной соединительной ткани, бедной сосудами и нервными окончаниями. Он служит лишь для закрытия дефекта, но не может полноценно заменить удаленную ткань.

Каким образом возникает рубец?

Когда раневая поверхность постепенно покрывается наползающим на нее эпителием, под ним наблюдается интенсивный рост специальной соединительной ткани. Образуются так называемые грануляции (гранула — зерно), названные так потому, что они имеют вид зернистой массы. Таким образом грануляции — это покрытая эпителием соединительная ткань, пронизанная большим количеством кровеносных сосудов. Отсюда сочность, мягкость грануляций. Быстрый рост грануляционной ткани способствует скорейшему заполнению тканевого дефекта, т. е. закрытию кожной раны. Однако по мере созревания и диференцирования грануляций происходит их уплотнение и постепенное преобразование в плотную атрофичную рубцовую ткань.

Образование рубца наблюдают не только при кожных ранениях, но и при повреждении мышц, слизистых оболочек, внутренних органов. Отдельные авторы в связи с широким распространением рубцевания различных ран склонны даже утверждать, что у людей ранение почти любого органа кончается образованием рубца, восстановление специфической ткани будто бы никогда не происхо-

дит. С такой позиции изложена концепция тканевой регенерации видным немецким патологоанатомом Реклингаузеном в 80-х годах прошлого столетия. Она получила широкое признание и была очень распространена вплоть до наших дней.

Широкое распространение у млекопитающих регенерационных процессов, происходящих по типу рубцевания, не вызывает сомнений. Однако этим не исчерпываются регенерационные возможности птиц и млекопитающих. В дальнейшем мы приведем большое число примеров, показывающих, что у млекопитающих происходит также истинная регенерация органов. Здесь сошлемся только на несколько явлений.

Давно известно, что костные переломы у млекопитающих хорошо срастаются. Это значит, что на месте дефекта в кости образуется новая кость. Правда, она развивается не сразу, сначала на месте перелома формируется костная мозоль, которая постепенно дифференцируется и преобразуется в кость, обладающую типичным строением.

Интересный опыт был поставлен в недавнее время А. Н. Студитским. Он разрезал у птиц и млекопитающих надкостницу и извлекал кость целиком из окружающего ее слоя надкостницы, как это делают, вынимая предмет из чехла. В дальнейшем надкостница образовывала новую кость, имевшую такую же форму, как и удаленная.

В качестве другого примера рассмотрим регенерацию женской половой железы — яичника. Если у одного из представителей млекопитающих, например у крысы, удалить большую часть яичника, оставив небольшой фрагмент органа, то произойдет регенерация и яичник восстановится, причем его форма, размеры и внутренняя структура не будет существенно отличаться от первоначальных.

Таким образом, мнение, что у млекопитающих восстановление органов после нанесения ранений всегда протекает по типу, характерному для заживления кожных ранений, ошибочно. Следовательно, нет оснований считать, что млекопитающие способны лишь к тканевой регенерации в том смысле, будто не происходит восстановления структуры, специфичной для поврежденного органа, а имеет место лишь беспорядочное разрастание отдельных тканей.

В некоторых случаях, как, например, при заживлении кожных ран, регенерация, действительно, часто протекает

атипично. Однако и по отношению к этому процессу применение термина «тканевая регенерация» для его общей характеристики неудачно. Тканевая регенерация происходит при любом регенерационном процессе, так как восстановление органа всегда сопровождается восстановлением входящих в его состав тканей. В самом деле представим себе какой-нибудь типичный случай регенерации, например восстановление конечности тритона после ее ампутации у основания. Мы уже описывали во второй главе течение этого процесса. Однако основное внимание в нашем описании было обращено на формообразовательные процессы (органогенез), характеризующие регенерацию органа. Они заключаются в том, что на раневой поверхности конечности образуется бугорок, в дальнейшем происходит его рост, вытягивание в длину, закладка пальцев — т. е. внешнее формирование конечности. К органогенезу же относится и внутреннее формирование органа, образование внутренней структуры конечности: закладка скелета, мышц, прорастание нервов и сосудов, т. е. дифференцирование частей конечности.

Наряду с органогенезом при регенерации конечности протекает и гистогенез, т. е. развитие отдельных тканей, а именно: костной, хрящевой, мышечной, соединительной, составляющих элементы кости, мышц и других частей конечности. Другими словами, во время регенерации наблюдается восстановление тканей, входящих в состав частей конечности. Источником этих тканей являются, как мы видели, соответствующие ткани культи.

Таким образом, под регенерацией тканей следует понимать развитие тканей в регенерате. Вопрос заключается в том, можно ли противопоставлять тканевую регенерацию регенерации органа, возможна ли первая без второй? Из того, что было сказано, ясно, что нельзя. Регенерация тканей составляет обязательную сторону регенерации органов. Оба вида регенерации можно и нужно, конечно, отличать друг от друга, но представить их раздельное существование в нормальных условиях развития невозможно.

Другое дело эксперимент. В опыте такое разделение в известной мере возможно: его можно осуществить, например, в культуре ткани, где удается наблюдать рост отдельных тканей без образования органных структур. Такой рост получил название гистотипического в проти-

воположность органотипическому, когда развиваются не только тканевые, но и органные структуры. В некоторых опытах по регенерации также приходится наблюдать нарушение нормальных взаимоотношений между развитием органа и составляющих его тканей. Однако таких случаев очень немного. Как правило, органная и тканевая регенерация неразрывно связаны друг с другом, подобно тому, как связаны целое и его части. Таким образом, в принципе следует признать, что особой тканевой регенерации, независимой от органной, не удается наблюдать за исключением особых случаев, когда типичные для нормального организма отношения нарушаются из-за вмешательства экспериментатора.

Вернемся теперь к вопросу о заживлении кожных ран. Происходит ли в случаях такого заживления тканевая регенерация, не связанная с органной? Не следует ли отнести ее к тем восстановительным процессам, когда характерные взаимоотношения между органной и тканевой регенерацией нарушаются и сохраняется только тканевая регенерация? Ряд соображений свидетельствует против такого заключения. Нет оснований думать, что при заживлении кожных ран происходит только рост одной ткани, а именно соединительной, без образования органной структуры: нельзя рассматривать грануляции как беспорядочно разрастающуюся соединительную ткань. Отнюдь не всякое разрастание соединительной ткани приводит к образованию грануляций. Изучение процесса заживления кожных ран показывает, что грануляции имеют определенное приспособительное значение. С этим значением связано своеобразное строение грануляций, о которых часто говорят как об особой грануляционной ткани.

Развитие грануляций, как известно, обеспечивает быстрое заполнение раны без образования специфической ткани органа. К тканевой регенерации заживление ран путем развития грануляций нельзя свести уже потому, что при заживлении ран помимо развития соединительной ткани наблюдается усиленное образование и рост сосудов и нервов, не говоря уже о наличии над соединительной тканью слоя эпителия. Следовательно, хотя при заживлении кожной раны не восстанавливается специфическая структура кожи, нужно сделать вывод, что происходит атипичная органная регенерация, а не тканевая. Так как развивающиеся в этих условиях ткани образуют органные

структуры, выполняющие определенную функцию, то скорее следует говорить о своеобразии формы регенерации, а не о тканевой регенерации. В данном случае термин «тканевая регенерация» не способствует правильному истолкованию процесса восстановления.

Ознакомившись с заживлением кожных ран у млекопитающих, можно сделать вывод, что этот восстановительный процесс должен быть отнесен к одной из форм атипичной регенерации органов. Не приходится сомневаться, что заживление кожных ран следует отнести к категории постоянной атипичной регенерации, когда восстанавливается орган, обладающий более простым строением, чем удаленный.

Таким образом, типичные примеры заживления кожных ран у млекопитающих ясно показывают, что понятие тканевой регенерации неприложимо к общей характеристике восстановительных процессов у млекопитающих, так как у них не наблюдается формы восстановления, характеризующейся беспорядочным разрастанием тканей и отсутствием регенерации органа. Во всех случаях регенерации у млекопитающих происходит восстановление или целого органа или составной части этого органа. Млекопитающие, как и птицы, не отличаются в этом отношении от всех других животных.

Другое представление о тканевой регенерации связано с не совсем правильным использованием термина «ткань», о чем упоминалось уже выше. Говоря о тканевой регенерации, под словом «ткань» авторы понимают не определенный тип клеток и их связей, а составную часть органа. Так называют мышечную, костную, кожную и другие ткани, имея в виду, конечно, не ткани в гистологическом смысле этого термина, а мышцы, кости, и другие части органов. Такая терминология неправильна и чисто условна. Авторы, пользующиеся ею, очевидно, хотят сказать, что у млекопитающих возможна лишь регенерация составных частей органов, а не органов в целом. Однако и это утверждение ошибочно. Некоторые наружные и внутренние органы млекопитающих способны к регенерации, кроме того, регенерационной способностью обладают и части этих органов. Число наружных органов, восстанавливающихся после трамвы, у млекопитающих невелико, так как конечности и хвост не дают значительной регенерации: регенерирует наружное ухо при сквоз-

ных ранениях, т. е. при вырезании отверстия в ушной раковине, а также соски. Внутренние же органы регенерируют почти все: печень, яичник, селезенка, щитовидная железа, почки и другие.

Таким образом, нет оснований считать, что у млекопитающих регенерируют только составные части органов. Другими словами, и в таком истолковании представление об особой природе регенерационных процессов у млекопитающих не оправдывается.

Наконец, многие исследователи под регенерацией органа понимают такой процесс, который обязательно сопровождается наружным формообразованием. Если оно отсутствует, то считают, что имеется лишь тканевая регенерация. Это мнение, несмотря на его широкое распространение и кажущуюся убедительность, явно несостоятельно. Прежде всего, как уже отмечено выше, не для всех органов внешняя форма является существенной. Внутренний органогенез имеет не менее важное значение, чем наружный. Нельзя поэтому отрицать регенерацию органа на том основании, что восстановительный процесс сосредоточивается внутри органа и не затрагивает внешней формы. Восстанавливается ведь и органное строение, а не только тканевое. Несомненно, что регенерация, включающая наружное формообразование, отличается от регенерации, при которой последнее отсутствует. Однако отсюда не следует, что это различие имеет какое-то отношение к вопросу о тканевой или органной регенерации.

Детально разобрав вопрос о тканевой регенерации у млекопитающих, мы приходим к выводу, что млекопитающие способны к регенерации органов, и тканевая регенерация у них, как и у остальных животных, протекает как составная часть регенерации органов. Неправильно поэтому ставить млекопитающих в какое-то исключительное положение при обсуждении вопроса об их регенерационной способности. Они регенерируют органы так же, как и другие животные, и, следовательно, объяснение результатов, полученных в опытах на млекопитающих, должно быть таким же, как и в остальных случаях.

Перейдем к рассмотрению других важных вопросов, связанных со сделанным выше выводом о способности млекопитающих к регенерации органов. Если регенерация органов у млекопитающих возможна, то насколько сильна эта регенерационная способность и в какой мере

она выражена? Другими словами, правильно ли установившееся в литературе мнение, что регенерация у млекопитающих крайне слаба? Правда, это утверждалось в отношении тканевой регенерации, но тем более есть основания сомневаться в возможности получить сколько-нибудь значительную органную регенерацию.

Кроме того, возникает, естественно, вопрос: почему возможность регенерации органов у млекопитающих до сих пор не получает широкого признания? Почему вообще возникают споры в отношении регенерации у млекопитающих, разве нет достоверных фактов, которые позволили бы решить, восстанавливается орган или нет?

Выше мы отмечали, что представление о слабой регенерационной способности млекопитающих подверглось в последние годы пересмотру. В настоящее время накоплена масса фактов, показывающих, что многие органы млекопитающих характеризуются хорошей регенерационной способностью. В связи с этим опять-таки возникает вопрос, почему же длительное время виднейшие исследователи в области регенерации отрицали возможность регенерации органов у млекопитающих и считали, что значительных восстановительных процессов у них не происходит?

Некоторые причины, приведшие к такому своеобразному положению, уже были названы раньше. Отчасти они заключаются в распространенности ошибочной концепции о постепенном ослаблении регенерационной способности по мере повышения высоты организации, отчасти в неправильном подходе к изучению регенерационных явлений, недооценке их особенностей. Вернее сказать, что обе эти ошибки тесно связаны друг с другом.

В третьей главе уже обращалось внимание на то, что регенерация не является простой и однотипной реакцией на повреждение. Ее осуществление во многих случаях зависит от сложного комплекса условий, от состояния поврежденного органа.

Между тем большинство исследователей упрощает задачу изучения регенерации у млекопитающих. Они считают, что исход регенерации определяется в основном морфологическими особенностями тканей в месте повреждения. Эти исследователи считаются в принципе с двумя возможностями: изучаемый орган или регенерирует или нет. Они упускают из вида третью возможность: то, что регенерация происходит, однако, лишь при определенных

условиях. Иными словами, регенерация может в том или ином конкретном случае не наблюдаться, но категорически утверждать, что она всегда будет отсутствовать, значит допустить серьезную ошибку.

Другое важное обстоятельство заключается в следующем. Так как существовало укоренившееся представление о слабой регенерационной способности млекопитающих, то исследователи склонны были считать ошибочными все опыты, которые привели к обнаружению сколько-нибудь значительных восстановительных процессов. Неоднотипный ответ органов на повреждение давал этим исследователям такую возможность. Работы, в которых в силу тех или иных причин регенерация не была обнаружена, они также использовали как доказательство невозможности регенерации вообще или крайне слабого ее выражения. На основании этого делали вывод, что регенерация у млекопитающих отсутствует; они совершенно не учитывали таким образом изменчивость, свойственную регенерационным проявлениям.

Приведем несколько примеров в подтверждение сказанного.

До самого последнего времени способность селезенки к регенерации отрицалась. Это мнение основывалось главным образом на том, что в опытах, поставленных на кроликах, регенерация селезенки не была обнаружена. Напротив, селезенка, у которой был удален большей или меньшей величины участок, даже несколько уменьшалась в размерах или, как говорят, испытывала атрофию. Хотя на других животных (собаках, крысах) ряд авторов получили данные, свидетельствующие о регенерации селезенки после ее повреждения, тем не менее отрицательным опытам на кроликах приписывали значение единственно достоверных. По-видимому, у кроликов существуют причины, препятствующие проявлению регенерационной способности селезенки, у других же животных регенерация селезенки выражена хорошо, хотя, как мы увидим дальше, отличается некоторым своеобразием. Следовательно, в опытах по регенерации селезенки трудность заключается в том, что не все виды животных реагируют на повреждение селезенки одинаково.

С другим проявлением изменчивости регенерационной реакции мы встречаемся при рассмотрении данных по регенерации яичника. В опытах с резекцией участка яич-

ника, как правило, восстановительных явлений не наблюдали. Вместе с тем некоторые авторы подчеркивали, что им удавалось наблюдать регенерацию яичника у млекопитающих. Чем же объяснить такое расхождение результатов опытов? Надо иметь в виду, что яичник является парным органом. Очень важно в таких случаях учитывать взаимоотношение обоих органов. В первой главе указывалось, что ответ на повреждение не обязательно проявляется в регенерации, не исключена, например, компенсаторная гипертрофия, т. е. увеличение противоположного неповрежденного органа. Когда удаляют участок яичника или почек, необходимо считаться с такой возможностью (рис. 21). Как выяснилось, компенсаторная гипертрофия — более частая реакция организма на повреждение, чем регенерация. Поэтому при удалении части одного из парных органов в большинстве случаев регенерацию обнаружить не удается.

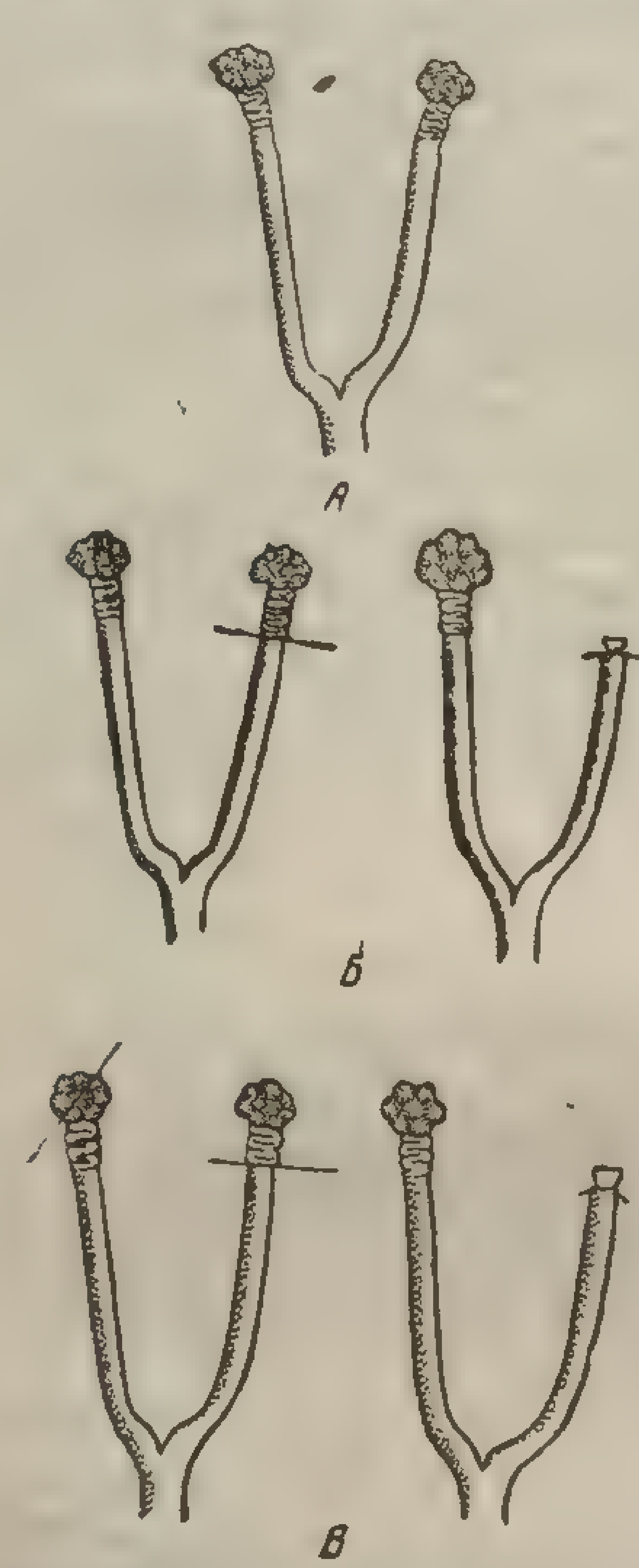


Рис. 21. Схема взаимоотношения между регенерацией и компенсаторной гипертрофией яичника у мышей

А — неоперированные яичники контрольного животного; *Б*—компенсаторная гипертрофия яичника (слева схема операции, справа яичник, увеличенный в результате компенсаторной гипертрофии); *В* — регенерация яичника (слева—схема операции, справа—регенерировавший яичник)

Многие авторы на основании таких данных делают вывод, однако, неправилен: так парные органы вообще не способны к регенерации. Такой вывод, однако, неправилен: так как при создании условий, предотвращающих компенсаторную гипертрофию, проявляется способность органа к регенерации. Так, удаляя значительную массу ткани яичника, можно получить его регенерацию. Таким образом, отрицательный вывод о регенерации яичника был вызван

недостаточным вниманием к изменчивости ответа на повреждение в зависимости от различных условий опыта.

Наконец, наиболее часто отрицательный вывод о способности того или иного органа к регенерации вытекал из общей недооценки значений условий опыта, иногда трудно уловимых, для течения и исхода регенерационного процесса. Результаты, получаемые в опытах по регенерации, всегда варьируют и наряду с такими случаями, когда регенерационная способность проявляется очень ярко, встречаются случаи, когда регенерация заторможена или слабо выражена. Таким образом, у исследователей всегда имеется возможность выделить как достоверные лишь те результаты, где регенерация практически отсутствует.

Таким образом, недооценка регенерационной способности млекопитающих и ошибочный подход к изучению регенерационных явлений привели к тому, что подавляющее большинство органов было признано неспособным к сколько-нибудь существенной регенерации. Большую роль в этом сыграло недостаточное внимание многих исследователей к атипичным формам регенерации. Считая, что регенерация всегда выражается в формировании недостающих частей органа на его раневой поверхности, исследователи игнорировали такие способы регенерации, когда восстановление протекало иными путями.

Таким образом, ошибочные представления о регенерации мешали обнаружить восстановительные процессы у млекопитающих и вскрыть их закономерности. Понадобилось в корне изменить общие принципы изучения регенерационных явлений, чтобы стали понятны многие, давно известные факты из области регенерации. Вместе с тем стали постепенно накапливаться все новые материалы, свидетельствующие о проявлении восстановительных свойств у млекопитающих. Таким образом, в учении о регенерации произошел резкий сдвиг. Это учение дополнилось новой главой о регенерации у млекопитающих.

Глава VI

РЕГЕНЕРАЦИЯ ОРГАНОВ У МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Как неоднократно отмечалось выше, до самого последнего времени возможность регенерации органов у млекопитающих животных и человека категорически отрицали почти все исследователи. В настоящее время, наоборот, большинство исследователей довольно высоко оценивают регенерационные возможности млекопитающих, и, что особенно важно, интенсивно занимаются изучением регенерации их органов. Чем же объяснить такой крутой поворот во взглядах ученых? Мы видели, что основную роль сыграло в данном случае возникновение новых представлений о регенерации у млекопитающих, обоснованных советскими учеными. С одной стороны, были пересмотрены прежние данные, которые стали рассматриваться под новым углом зрения, с другой, поставлены новые исследования, которые принесли богатые плоды. Отсюда становится ясным, какое значение имеет исходная позиция исследователя, методологические предпосылки, кокоторыми он руководствуется и ставит во главу своей работы. Многие ученые в течение длительного времени получали данные по регенерации, хотя значение их оставалось неясным. Эти данные были как бы мертвым капиталом, пока не вскрыли их истинное значение. Новые взгляды, высказанные советскими исследователями, открыли правильные пути исследования. Так как новые предпосылки были обоснованы, это не замедлило сказаться: ученые получили много интересных результатов.

Обобщая преимущества, которые дал новый подход к изучению регенерации у млекопитающих, укажем, в частности, на следующие.

I. Уверенность в важности определенных условий для осуществления регенерации позволила предложить

методические приемы, которые дают возможность уловить регенерацию, а в отдельных случаях стимулировать ее. Сюда относят: а) соблюдение определенного режима питания и содержания животных, б) использование гормональных препаратов, витаминов и др. веществ, способствующих регенерации, в) поддержание оптимальной температуры среды, освещения и других внешних факторов, г) устранение возможности проникновения инфекции, ослабление воспалительных процессов и т. д., д) изменение состояния регенерирующего органа, например усиление его функции и т. д.

II. Представление о регенерации как о сильно изменчивом процессе обусловило: а) постановку опытов на большом числе животных; б) особое внимание к тем случаям, когда регенерация выражена лучше, а не к тем, где она по каким-то причинам отсутствует; в) наблюдение за отдельными животными, а не только использование средних данных для группы животных, так как в ряде случаев при использовании средних величин интересные данные нивелируются; г) многообразное варьирование условий эксперимента, в том числе способов оперативного вмешательства. (Относящиеся сюда приемы очень многообразны. В ряде опытов использовали, например, деструктирование тканей, находящихся в месте ранения, что позволяет получить лучшие результаты восстановления. В других случаях применяли такой прием, как удаление одного из парных органов, что усиливало регенерационный процесс); д) применение средств, облегчающих регенерацию, в частности, использование так называемых временных протезов, т. е. тканей или материалов, служащих каркасом для регенерирующих тканей и облегчающих их рост.

III. Учитывая различные способы осуществления регенерации, ученые стали разносторонне изучать ее течение. В частности, имело значение, что исследователи не ограничились изучением явлений, происходящих на раневой поверхности, а стали изучать изменения во всем регенерирующем органе как целом. Это дало возможность обнаружить регенерацию в тех случаях, где раньше она не была выявлена.

Данные, полученные в результате применения всех названных методических приемов, очень многообразны. Нет необходимости перечислять их. Мы хотим лишь дать

некоторое представление об основных материалах, полученных в опытах на млекопитающих.

Такие сложные наружные органы, как конечности у млекопитающих не регенерируют. Однако отдельные ткани, точнее части, входящие в их состав, такие, как скелет, мышцы, сухожилия, способны к регенерации.

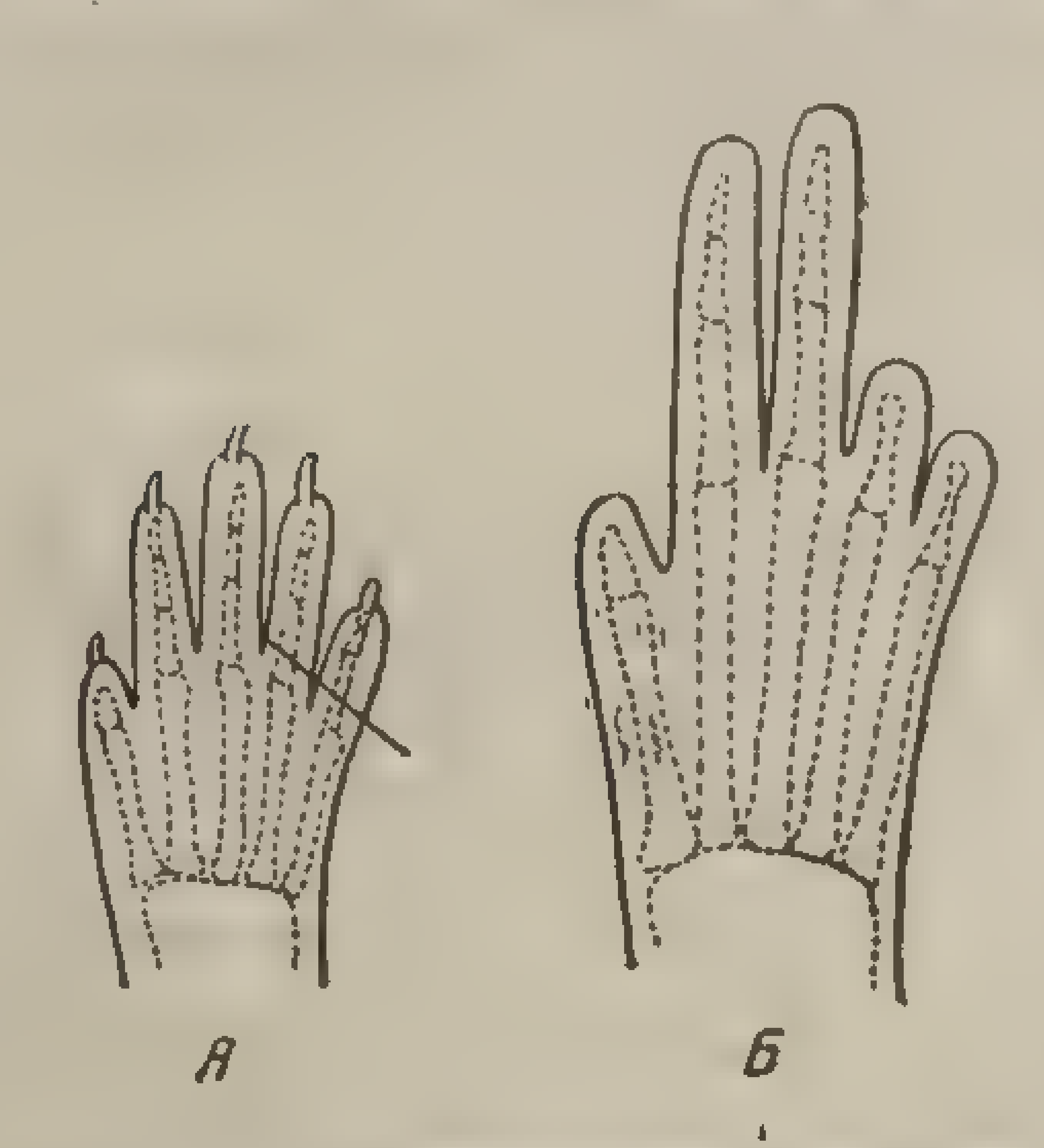


Рис. 22. Регенерация пальца у крысят после воздействия на раневую поверхность трипсином.

А — схема операции, *Б* — конечность с регенерировавшими пальцами (два коротких пальца справа)

О способности скелета к заживлению переломов было известно давно. Оказалось, кроме того, что скелетные элементы способны к более значительным восстановительным процессам. Советские ученые Э. Е. Уманский и В. П. Кудокоцев, а также канадский ученый Селье показали, что у молодых крыс можно получить регенерацию большого участка бедренной кости вместе с суставной головкой, если воздействовать на животное гормоном паращитовидной железы или провести ампутацию конечности под косым углом. Советские ученые М. С. Мицкевич, М. А. Айзупет, И. Г. Рогаль, а в последнее время американский ученый Шарф получили регенерацию пальцев у млекопитающих. Мицкевич и Айзупет ампутировали пальцы у зародышей, находящихся в матке, и в нескольких случаях наблюдали их восстановление, хотя и неполное. Рогаль обнаружил регенерацию пальцев у крысят, родители которых находились на определенном пищевом режиме (у них вызывали авитаминозное состояние). Наконец, Шарф действовал на раневую поверхность ампутированных четвертого и пятого пальцев двухдневных крысят растворами, которые приводили к рассасыванию струпа. В результате он наблюдал регенерацию пальцев несколько меньшей длины, чем в норме, причем скелет пальцев состоял только из одной длинной фаланги, а не из нескольких, как в норме (рис. 22).

Хорошую регенерацию большей части кости наблюда-

ли в последнее время многие исследователи, замещавшие удаленный участок костью, взятой от другого животного или трупа. Пересаженная кость служила временным протезом. Она постепенно вытеснялась, а на ее месте восстанавливалась собственная кость, подобная удаленной.

Интересные опыты были поставлены Л. В. Полежаевым и его сотрудниками. Они делали отверстие в костях черепа различных животных. Такие отверстия у большинства млекопитающих не закрываются костью, т. е. их регенерация не происходит. Полежаев помещал в отверстие, образованное в результате повреждения черепа, измельченную кость в виде опилок, т. е. использовал метод деструкции тканей. Оказалось, что костные опилки стимулировали регенерацию и дефект в черепе заполнялся костью, отраставшей от края отверстия.

Изучение регенерации мышц оказало решающее влияние на изменение представлений о регенерации у млекопитающих. До конца 40-х годов нашего столетия господствовало мнение, что мышечные ранения заживают в виде рубца. Положение существенно изменилось после опытов, проведенных А. Н. Студитским и его сотрудниками. Они показали, что у крыс, кроликов, собак и других животных после удаления участка мышцы, нередко очень большого, происходит его восстановление. Структура образующейся заново части мышцы в общем близка к нормальной, мышца хорошо функционирует. В результате опытов Студитского мнение исследователей резко изменилось. Они перестали считать, что мышцы неспособны к регенерации. Стало ясно, что у некоторых млекопитающих мышцы хорошо регенерируют, а у других регенерация, хотя и не столь совершенная, но все же происходит. В результате регенерация мышц подверглась довольно детальному изучению, был выяснен и ряд интересных особенностей этого процесса.

Для получения интенсивной регенерации мышц А. Н. Студитский использовал, в частности, метод деструкции. Он измельчал мышечную ткань и оставлял такой мышечный «фарш» на месте удаленной мышцы. В этих условиях автор наблюдал хорошее восстановление, например образование целой икроножной мышцы у крысы. Эти представления Студитского встретили, однако, возражения некоторых ученых. Г. М. Литвер и его сотрудники считают, что при полном удалении мышцы регенерация не про-

исходит, даже если на ее место пересаживалась измельченная ткань. Измельченная ткань, как они считают, не может обеспечить регенерации мышцы. По мнению Литвера, регенерация целой мышцы в опытах Студитского с пересадкой на место удаленной мышцы — мышечного

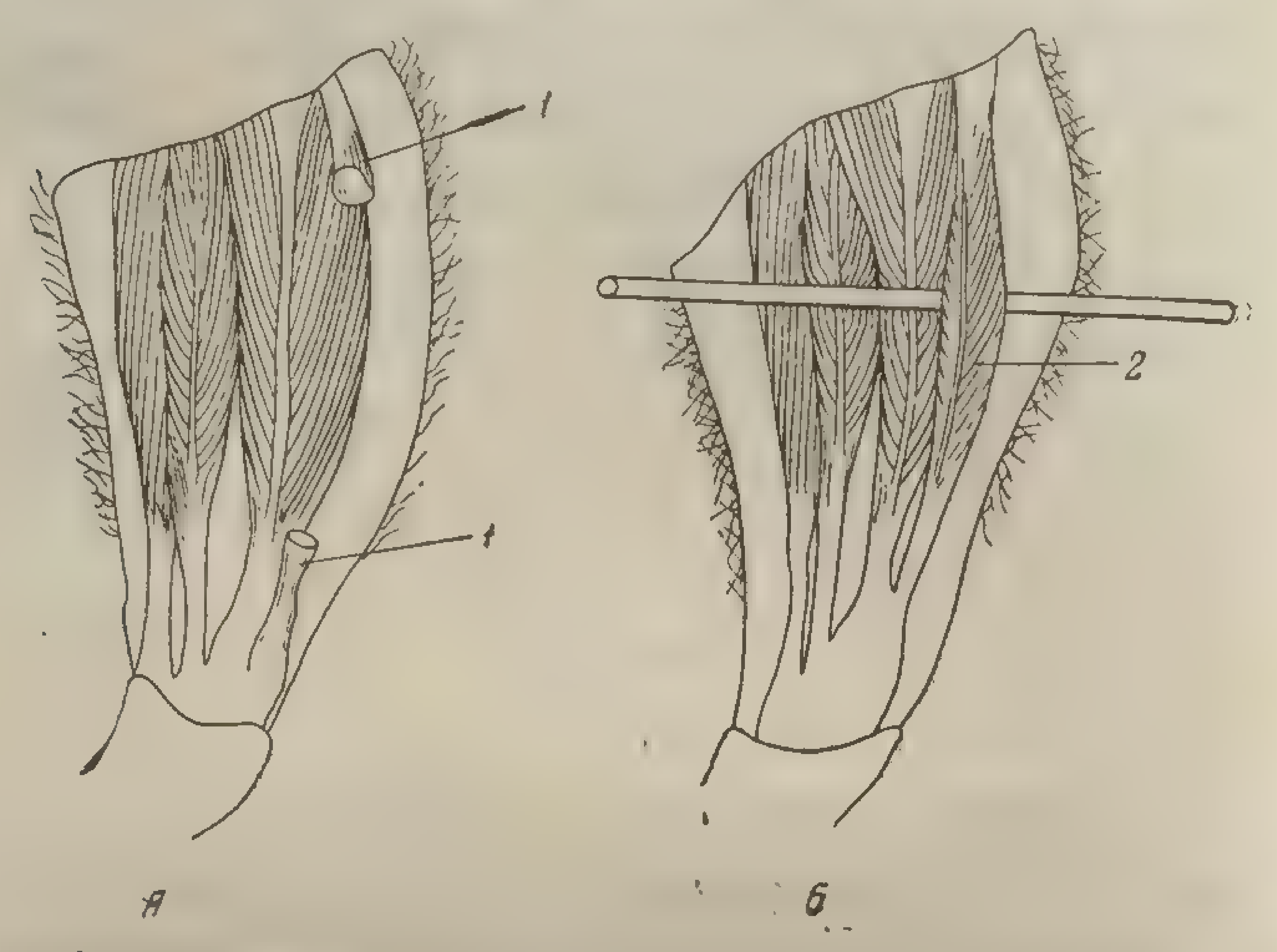


Рис. 23. Регенерация целой мышцы у крысы при оставлении небольшой культи (по Г. М. Литверу)

А — момент операции, мышца удалена и оставлены небольшие культи с двух сторон; *Б* — восстановление мышцы. 1 — культя удаленной мышцы; 2 — регенерировавшая мышца

«фарша» была обусловлена тем, что оставались неудаленными небольшие мышечные культи. Литвер и его сотрудники удаляли у крыс различные мышцы, оставляя культи небольших размеров, равные 3—4 мм, и наблюдали в большом числе случаев регенерацию целой мышцы (рис. 23).

Мы видим таким образом, что, как и во всякой развивающейся области исследования, в вопросах регенерации дело не обходится без споров. Однако эти споры не меняют основного. Ни один из современных авторов не сомневается в возможности регенерации мышц, а дискуссии по поводу способов их регенерации помогают только лучше выяснить сущность вопроса. Так, дискуссия между

А. Н. Студитским и Г. М. Литвером привела к тому, что выяснилась возможность регенерации у крыс целой мышцы из небольшой культи. Не приходится сомневаться, что и более сложный вопрос о регенерации мышцы из измельченной мышечной ткани также будет вскоре разрешен в результате более детальных исследований.

Регенерация мышц составляет уже сейчас большую главу общего учения о регенерации. Ею занимаются многие советские и зарубежные авторы. Они изучают не только самый процесс регенерации мышц, но и разнообразные условия, влияющие на его течение, такие, как связь с нервной системой, натяжение тканей, пищевой режим, включая наличие витаминов, физические факторы окружающей среды и т. д. Как изменилось состояние вопроса о регенерации мышц, если еще так недавно, каких-нибудь десять лет назад, считалось, что мышцы не способны к регенерации!

Говоря о регенерации частей наружных органов, следует сказать о восстановлении сухожилий. Регенерация сухожилий была получена некоторыми авторами, начиная с Н. И. Пирогова. В частности, было показано, что ахиллово сухожилие после перерезки легко восстанавливается. Из числа наружных органов млекопитающих, регенерация которых была установлена лишь недавно, мы уже назвали наружное ухо и соски.

Способность ушной раковины к регенерации подвергали сомнению на том основании, что после ампутации кончика уха не происходило значительного отрастания тканей от раневой поверхности. Не отрицая этого факта, советские ученые показали, что регенерацию ушной раковины можно легко получить при нанесении сквозного ранения, а именно, вырезая отверстие (рис. 24). В этом случае происходит заполнение отверстия тканями, причем строение вновь образованной части раковины не отличается от удаленной.

Регенерация соска зависит от некоторых условий, пока еще недостаточно изученных. И. В. Маркеловой удалось получить регенерацию сосков у морских свинок, кроликов, крыс и обезьян в результате соблюдения определенных условий: она проводила наблюдение за отдельными животными, применяла гормональные препараты и приурочивала операции к определенному состоянию животного (первая половина беременности). В ряде случаев

регенерация соска была настолько совершенной, что животные пользовались им при вскармливании потомства.

Из внутренних органов лучше всего изучена регенерационная способность печени. Несмотря на это, до последнего времени вопрос о восстановлении печени был спорным, так как господствовало предвзятое мнение.



Рис. 24. Регенерация наружного уха у кролика

А, Б, В — последовательные стадии регенерации уха после нанесения сквозного отверстия

Регенерация печени, протекающая необычайно интенсивно, имеет свои особенности. Она происходит по типу регенерационной гипертрофии, т. е. путем увеличения оставшейся части органа. Исходная форма органа поэтому никогда не восстанавливается. Это обстоятельство, т. е. особая форма регенерации печени, побудило одних исследователей отрицать вообще возможность регенерации печени, так как они не обнаружили новых тканей на раневой поверхности, а других — рассматривать происходящие после ранения печения явления не как регенерацию, а как компенсаторную гипертрофию. Так рассматривал ее, например, видный русский ученый В. В. Подвысоцкий, положивший начало изучению регенерации внутренних органов у млекопитающих.

В противовес этим утверждениям сейчас можно уже с уверенностью считать регенерацию печени несомненным фактом. Регенерация приводит к восстановлению

массы функционирующей ткани. Как показали специальные исследования, функция регенерирующей печени также восстанавливается и оказывается близкой к нормальной. Структура регенерирующей печени несколько изменяется, а именно увеличиваются размеры ее структурных единиц — долек. Это зависит от усиленного размножения клеток во всех частях органа в процессе регенерации, причем новые клетки остаются в пределах старых долек. При определенных условиях возможно, впрочем образование новых долек. Интересно, что репаративная регенерация печени происходит по-видимому тем же путем, как и ее физиологическая регенерация. В обоих случаях пополнение числа клеток вызывается митотическим, т. е. сложным делением старых клеток печени.

Регенерация почки происходит почти также, как и печени. Отличие заключается в основном в том, что почка является парным органом. Поэтому обычная реакция на удаление части почки сводится не к регенерации, а к компенсаторной гипертрофии противоположной, неповрежденной почки. Для того, чтобы вызвать регенерацию почки, надо удалить, как и в случае с яичником, целиком одну из почек и часть другой. Тогда обнаружится, что оставшаяся часть способна к регенерации. По количеству функционирующей ткани она приближается к норме. Регенерирующая почка удовлетворительно функционирует и длительно обеспечивает жизнеспособность животных. Восстановление почки происходит в результате размножения клеток, входящих в ее состав, т. е. аналогично тому, как происходит физиологическая регенерация. Вследствие этого увеличиваются размеры структурных единиц почки — почечных клубочков и канальцев.

По способу регенерационной гипертрофии происходит регенерация селезенки, легких, поджелудочной и слюнных желез. В некоторых из этих органов происходит не только увеличение размеров, но и числа структурных элементов, например в слюнной железе.

Длительное время подвергалась сомнению возможность регенерации яичника. Однако в последнее время опытами были подтверждены данные старых авторов о возможности регенерации яичника из небольшого его кусочка, включающего ничтожно малое число клеток.

Материалы, полученные при изучении регенерации мужских половых желез-семенников, особенно наглядно

показывают ошибочность прежних представлений, которыми руководствовались ученые, отрицавшие возможность регенерации органов у млекопитающих. Считалось, что семенники не способны к регенерации. Такого взгляда придерживались все авторитетные исследователи. Дальнейшее исследование этого вопроса показало, что, действительно, семенники по большей части не обнаруживают регенерационных явлений при их повреждении. Это зависит, однако, не от их неспособности к регенерации, а от повышенной чувствительности к повреждениям. Нанесение ранения семенникам вызывает гибель их клеток или атрофию семенника, а тем самым, естественно, и отсутствие регенерации. Опыты на различных животных, поставленные с целью предотвратить сильное повреждение тканей семенника, показали способность семенника к регенерации у молодых животных. Восстановление семенника после удаления его участка, например половины, протекает по типу регенерационной гипертрофии, т. е. исходная форма органа не восстанавливается, но размеры его приближаются к исходным.

Большой прогресс достигнут в последние годы в связи с изучением регенерации полых органов, таких, например, как пищевод, кровеносные сосуды, мочевой пузырь, мочеточники и пр. Решающую роль в обнаружении большой регенерационной способности, свойственной этим органам, сыграло применение протезов в виде различных материалов, играющих роль каркаса, по которому происходит рост регенерирующих тканей. Так, замещая удаленный отрезок пищевода пластмассовой трубкой, получают хорошую регенерацию пищевода. Смысл применения протеза заключается в данном случае, как и во многих других, еще в том, что орган имеет возможность функционировать и в то же время осуществлять регенерацию. После того, как протез выполнил свою роль, т. е. ткани, растущие по нему, соединились и заполнили весь дефект, его обычно удаляют. Применение протезов позволило получить у собак регенерацию целого мочевого пузыря, отрезка трахеи с образованием заново хрящевых колец и т. д.

Наиболее частое применение протезы нашли в операциях удаления части сосуда. Хирургам нередко приходится удалять сосуд по поводу его расширения или закупорки. Для получения регенерации прибегают к замеще-

нию сосуда трубкой из пластмассы. Регенерация в этих условиях протекает хорошо. Ткани нарастают по пластмассовой трубке, обычно пористой, и проникают в ее отверстия. В этих случаях протез, конечно, не удаляют, он служит как бы частью стенки сосуда. В тех же целях применяют, впрочем, и живые протезы: сосуды, взятые от трупов или животных. Они также играют роль опоры, но в дальнейшем вытесняются собственными тканями организма, которые таким образом регенерируют сосуд.

Одним из органов млекопитающих, способность которого к регенерации дольше всех подвергалась сомнению, является сердце. Длительное время опыты, с нанесением сердцу ранений оставались безрезультатными; на месте ранения всегда возникал рубец, восстановительные процессы типа истинной регенерации отсутствовали. Однако в последние годы проблема регенерации сердца, в частности сердечной мышцы, подвергается пересмотру. Были получены первые данные, указывающие, что регенерация сердечной мышцы в принципе возможна, хотя осуществляется она с большим трудом и лишь при определенных условиях.

Интересные эксперименты по регенерации стенки сердца были осуществлены недавно советским ученым Н. П. Синицыным. Он удалял значительный участок стенки сердца у собак и заменял его лоскутом капрона или другого материала. Оказалось, что регенерация стенки сердца при наличии протеза осуществляется так же хорошо, как и регенерация сосудов. Собаки легко переносили операцию и были вполне жизнеспособны. То, что у них происходила регенерация стенки сердца, несомненно. Строение образованного заново участка сердца изучено еще, однако, недостаточно детально. Трудно поэтому сказать, регенерирует ли в этих условиях сердечная мышца. Во всяком случае очевидно, что на месте ранения образуется не рубец, а ткань, позволяющая сердцу полноценно функционировать.

До сих пор, описывая различные случаи регенерации органов у млекопитающих, мы не касались наиболее частого вида ранений, а именно кожных ран. Собственно вопрос о регенерации кожи следовало обсудить раньше, когда описывалось восстановление наружных органов. Мы намеренно отодвинули его на последнее место в связи с его сложностью.

Мы уже неоднократно отмечали, что кожные раны заживают с образованием рубца, строение которого значительно отличается от строения неповрежденной кожи. Следовательно, типичное строение кожи в месте нанесения дефекта, как правило, не восстанавливается. Можно считать поэтому заживление кожных ран атипичной регенерацией, связанной с упрощением строения органа.

Такое представление в общем виде, особенно в применении к человеку, видимо, правильно, однако оно нуждается в дальнейшем уточнении. Прежде всего у ряда животных (например у кроликов) при определенных условиях была обнаружена возможность полноценного заживления кожных ран, когда на месте дефекта образовалась кожа, по строению аналогичная удаленной. Эти данные очень важны, так как показывают, что кожа способна также и к типичной регенерации. Все же нельзя не признать, что в большинстве случаев при нанесении больших ран у млекопитающих на месте повреждения образуется рубец.

В последние годы ученые, занимающиеся регенерацией кожи, столкнулись с новыми интересными данными, которые привели к пересмотру этого вопроса. Как выяснилось, реакция кожи на повреждение не ограничивается явлениями, наблюдаемыми в месте ранения. Было установлено, что в коже, прилежащей к ране, происходят процессы роста, приводящие к компенсации утраченной массы ткани. Об этом можно было судить по такому опыту. Вокруг кожной раны на спине кролика или крысы наносили на равном расстоянии друг от друга тушью метки (рис. 25). По мере того, как края раны стягивались и она заживала, расстояние между метками туши, расположенными вблизи раны, сильно увеличивалось. Это показывает, что закрытие раны вызывает увеличение поверхности кожи вокруг раны, ее рост. Такой рост, являющийся следствием повреждения, следует рассматривать как регенерацию.

На первый взгляд между регенерацией таких внутренних органов, как печень, и заживлением кожных ран никакого сходства нет. Но по сути дела здесь имеют место сходные процессы. Чтобы уловить это сходство, нужно только подойти к изучению регенерации органов с правильных позиций. Когда удаляют часть печени, то на раневой поверхности не происходит значитель-

ных восстановительных явлений, наблюдается лишь заживление раны. Реакция печени на повреждение заключается в восстановительном росте органа в целом, т. е. в регенерационной гипертрофии.

Близкие явления происходят при заживлении кожной раны. Восстановительные процессы в месте ранения выражены сильнее, чем при удалении части печени, но они

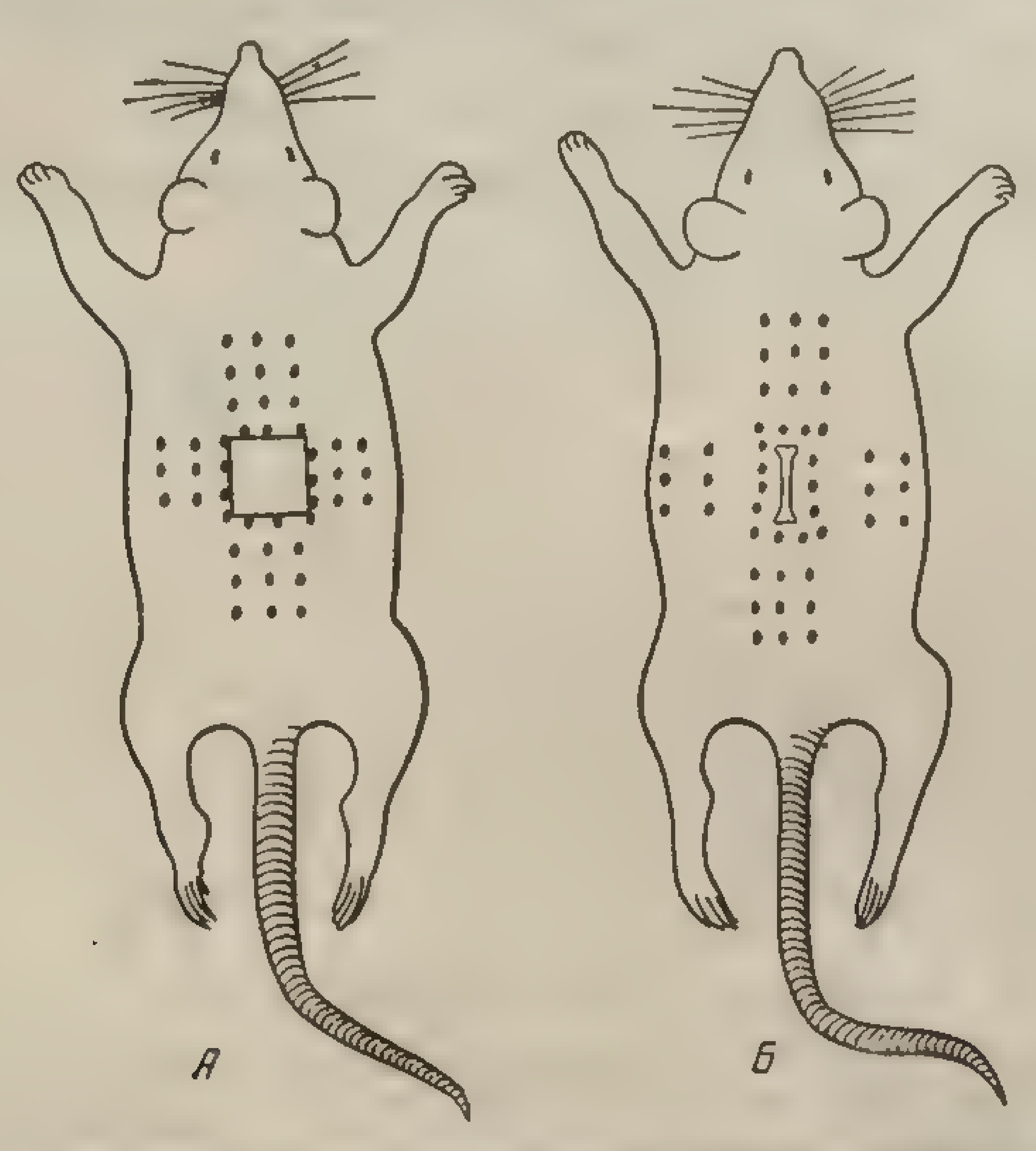


Рис. 25. Восстановление кожи вблизи раны на спине у крысы

А — начало опыта: виден вырезанный лоскут кожи на спине и окружающие его метки; *Б* — конец опыта: рана зажила, расстояние между метками, прилегающими к ране, увеличилось

имеют специальную направленность; восполнение удаленной ткани выражено при этом не в меньшей мере, чем в регенерирующей печени. Грануляционная ткань, заполняющая рану, закрывает дефект; при этом наблюдается стягивание краев раны. Основные же регенерационные явления происходят вне раны, в окружающей ее коже. Следует подчеркнуть, что кожа, примыкающая к ране, действительно претерпевает регенерационную гипертрофию — происходит ее рост, а не механическое растяжение, т. е. масса кожи значительно увеличивается.

Подводя итоги всем материалам, иллюстрирующим способность органов млекопитающих к регенерации, мы вправе сказать, что они обладают значительной регенерационной способностью. Мы не знаем в настоящее время ни одного органа млекопитающих, который не был бы способен к регенерации, причем не только к заживлению раны, но к восстановлению массы утраченной ткани.

А. Н. Студитский и его сотрудники утверждают, что регенерация у млекопитающих протекает более интенсивно, чем у более низкоорганизованных животных. Нельзя не согласиться с ними, если сравнивать скорость регенерации многих органов у млекопитающих, с одной стороны, и у хвостатых или бесхвостных земноводных, с другой. Прежде всего отметим, что регенерация ряда органов протекает у земноводных, т. е. низших позвоночных животных, так же, как и у млекопитающих. Это касается регенерации печени, селезенки, почек, легких и других органов. Все они восстанавливаются по типу регенерационной гипертрофии. Мы не сталкиваемся здесь таким образом с каким-либо ослаблением регенерационной способности млекопитающих по сравнению с более низкоорганизованными животными. Вместе с тем скорость восстановления у млекопитающих гораздо бо́льшая, чем у амфибий. Так, после удаления $^2/_3$ печени у крыс исходный вес восстанавливается через 2 недели. У тритонов и лягушек восстановление веса поврежденной печени протекает медленнее и в среднем требует 1—2 месяца (рис. 26). Регенерация после удаления половины селезенки продолжается у мышей и крыс около недели. У земноводных этот процесс длится несколько месяцев. И так можно перебрать орган за органом. Во многих случаях у млекопитающих регенерация совершается быстрее.

Конечно, в зависимости от вида животного регенерация как у млекопитающих, так и земноводных продолжается неодинаково. Однако несомненно, что по большей части у млекопитающих регенерация идет быстрее.

Большой интерес представляет вопрос о том, как происходит регенерация у представителей млекопитающих, которые по своей организации ближе всего стоят к человеку, а именно у обезьян. На этот вопрос пока еще нельзя дать исчерпывающего ответа, так как опытов по регенерации органов у обезьян было поставлено мало.

В частности, М. В. Воронцова и ее сотрудники провели эксперименты по регенерации на обезьянах в г. Сухуми, где в специальном питомнике сотрудники Научно-исследовательского института экспериментальной патологии и терапии изучают различные вопросы медицины, используя обезьян в качестве экспериментального материала. В результате опытов по удалению у обезьян части

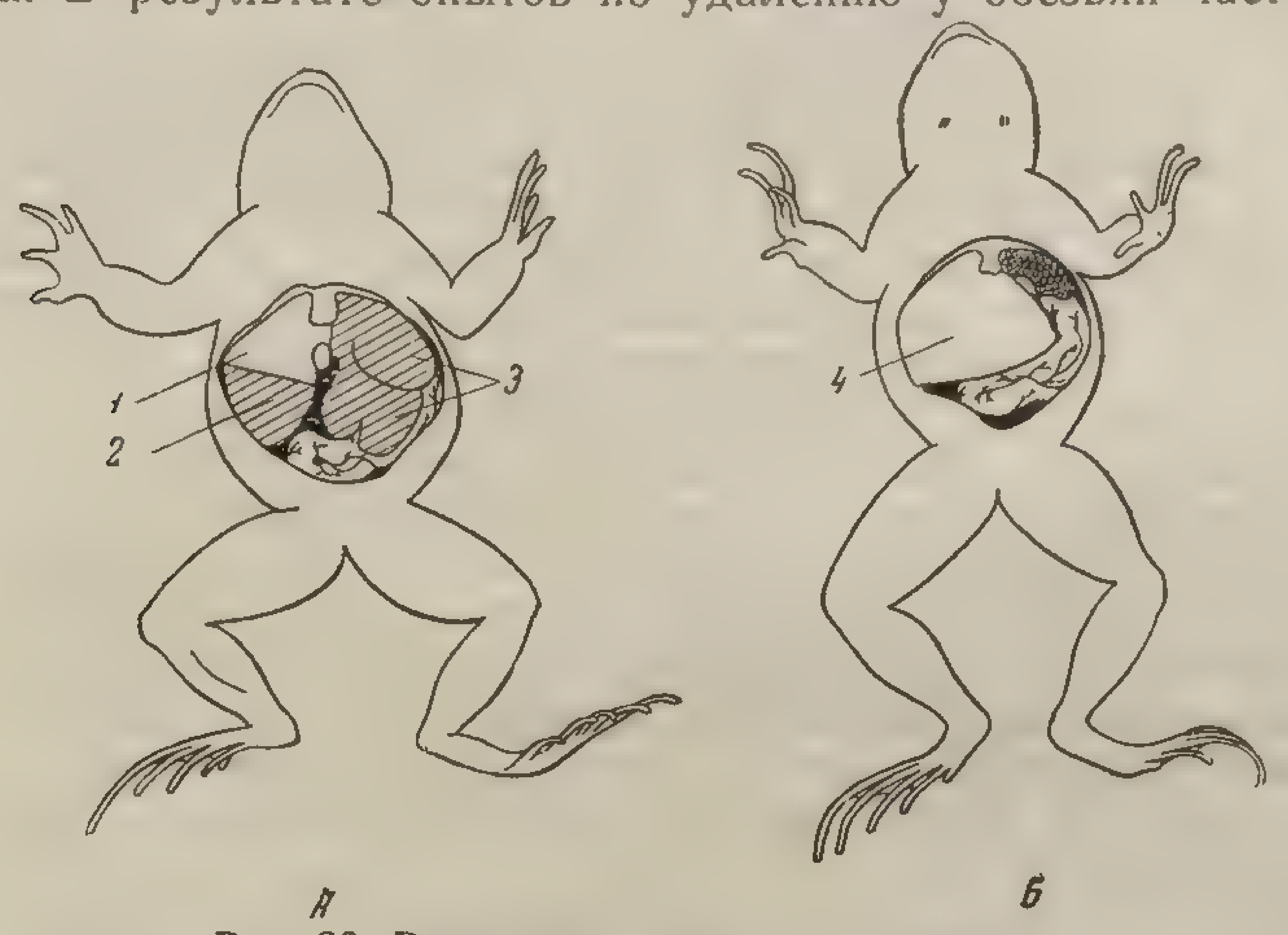


Рис. 26. Регенерация печени у лягушки

А — схема постановки опыта; *Б* — регенерация печени; 1 — остающаяся не удаленной часть правой доли печени; 2 — удаляемая часть правой доли (заштрихованная); 3 — удаляемая левая доля печени; 4 — регенерировавшая печень

различных органов (печени, селезенки, половых желез — семенника и яичника) обнаружено, что все эти органы восстанавливаются у обезьян примерно с такой же скоростью, как и у многих других млекопитающих, например собак, и таким же способом, т. е. путем регенерационной гипертрофии. Расширение исследований по регенерации органов у обезьян крайне желательно. Принципиально возможность регенерации у них доказана, но было бы очень важно установить, какими особенностями по сравнению с другими животными характеризуется эта регенерация.

В значительной мере все, сказанное в отношении регенерации животных, применимо к человеку. Не удается

найти резкой границы между регенерационной способностью человека и других млекопитающих. Конечно, регенерация у человека нуждается в специальном, пристальном изучении, в ряде случаев течение восстановительных процессов имеет отличительные черты, в частности, оно более медленно, чем у мелких животных. Из того, что говорилось об изменчивости регенерационных процессов, ясно, насколько различен должен быть ход регенерации у отдельных видов животных. Поэтому регенерация у людей имеет свою специфику. Однако одно дело признавать специфичность тех или иных явлений и совсем другое противопоставлять их всем остальным. Такое противопоставление в отношении регенерации у человека и у животных было бы неоправданным.

Так, например, сейчас уже хорошо известно, что печень человека отличается высокой регенерационной способностью. Хирурги удаляют до 80% ткани печени и наблюдают после этого восстановление. Резекция части печени становится все более распространенной операцией. В последнее время после разработки методов операций на почках было показано, что и почки обладают высокой регенерационной способностью: можно удалить одну почку целиком и частично вторую и наблюдать затем процесс регенерации.

Успехи легочной хирургии, развитие которой в значительной мере обусловлено трудами советских ученых, сделало возможным удаление как целого легкого, так и его части. Нередко проводятся операции на обоих легких. Такие операции сопровождаются хорошо выраженными восстановительными процессами.

Итак, для многих органов человека можно привести клинические данные, соответствующие данным, полученным на животных. У людей была обнаружена регенерация селезенки, яичников, пищевода, трахеи, сосудов, мочевыводящих путей, кишечника и т. д.

Таким образом, экспериментальное изучение регенерации у животных дает возможность приблизиться к пониманию регенерационных процессов у людей.

Наш краткий обзор регенерационных явлений у млекопитающих позволяет в то же время отметить и некоторое их своеобразие. У млекопитающих регенерационные процессы протекают не путем отрастания тканей от раневой поверхности, а главным образом в результате

разрастания их внутри органа. Поэтому регенерацию удаленного края органа у млекопитающих удается получить лишь в редких случаях. Основным способом регенерации служит регенерационная гипертрофия (регенерация печени, почек, селезенки, легких и т. д.). Однако нельзя считать регенерационную гипертрофию единственным способом регенерации у млекопитающих. В тех случаях, когда рост тканей от раневой поверхности происходит по направлению к центральной части органа, регенерация путем отрастания тканей оказывается возможной и у млекопитающих. Таким образом происходит восстановление некоторых органов, когда рана имеет вид сквозного отверстия: регенерация ушной раковины, кости и т. д. В опытах нанесения ранения составным частям органов, например мышцам, может наблюдаться регенерация путем отрастания от раневой поверхности. Этот процесс идет гораздо легче в тех случаях, когда рост тканей происходит по каркасу (в случае замещения стенки пищевода или сосуда пластмассовыми пластинками и трубками или замены собственной кости костью другого животного). Интенсивное протекание регенерационных процессов при наличии временных протезов лучше всего показывает, что свободное отрастание тканей от раневой поверхности у млекопитающих затруднено. Облегчив это отрастание, т. е. создав соответствующие условия для него, можно получить хорошую регенерацию. В таких случаях вряд ли будет правильно считать, что регенерация происходит путем обычного эпиморфоза, для которого как раз характерно образование удаленной части целого животного или отдельного органа путем отрастания от раневой поверхности. Типичный эпиморфоз можно поэтому обозначить как краевой эпиморфоз. Другой же его способ, связанный с ростом тканей от наружных частей органа внутрь, мы предложили бы назвать внутренним эпиморфозом.

Приведенные выше примеры показывают, что знание закономерностей регенерации позволяет управлять восстановительными процессами. Установив, как протекают регенерационные процессы у млекопитающих, мы будем иметь возможность создавать для них необходимые условия, как это делается, например, при применении временных протезов, и направлять их в нужную сторону,

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Регенерация у млекопитающих животных и человека представляет как бы заключительное звено в длинной цепи регенерационных процессов, свойственных представителям различных животных. На многочисленных примерах мы могли убедиться, что, несмотря на разнообразие этих процессов, у них есть некоторые общие характерные свойства.

Во-первых, не существует животных, лишенных регенерационных процессов. Масштабы, в которых проявляется регенерация, а также способы ее осуществления оказываются у некоторых животных неодинаковыми. Мы еще пока очень мало знаем, от чего зависит вариация регенерационных свойств. Исследования в этом направлении должны быть продолжены. Несомненно, однако, что нет таких животных, которые вообще были бы неспособны к регенерации органов.

Второй важный вывод заключается в том, что регенерация — реактивный процесс, отличающийся изменчивостью. Его течение зависит от разнообразных условий. Поэтому изучение их представляет важнейшее дело — это ключ к овладению регенерационными процессами.

Отсюда вытекает, что регенерация у млекопитающих должна изучаться не только в тканевом аспекте, но и как регенерация органов. Другими словами, следует применить к изучению регенерации функциональный подход, а именно выяснить, как отражается на регенерационной способности состояние органа, как изменяется его функция в процессе регенерации и какое влияние оказывает она на регенерационный процесс.

Изучение хода восстановления у млекопитающих с новых исходных позиций, с учетом приведенных здесь двух положений, позволило обнаружить регенерацию органов и истолковать в том же смысле полученные ранее

материалы. Все это открывает широкие перспективы для дальнейшего изучения регенерации.

В то же время знания о связи регенерационных процессов, наступающих после повреждения, с другими восстановительными процессами крайне недостаточны. Плохо изучены явления физиологической регенерации, компенсаторной гипертрофии и др. Особенно страдает медицинская наука от недостаточной изученности восстановительных процессов, происходящих после заболеваний и связанных с ними разрушений тканей.

Слабое внимание к восстановлению после патологических изменений зависит от того, что в этой области еще не утвердились правильные представления о регенерационных явлениях у млекопитающих, еще не произошел решительный сдвиг в соответствии с новыми представлениями в учении о регенерации. Одна из главных задач в будущем заключается поэтому в усиленном изучении восстановления, происходящего в условиях патологии. В настоящей книге мы не имеем возможности останавливаться на этом вопросе. Можно только высказать пожелание, чтобы успехи, достигнутые в области изучения репаративной регенерации, побудили исследователей подойти вплотную к изучению восстановления патологических изменений и выяснению способствующих ему условий.

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

«Вопросы восстановления тканей и органов». Труды Ин-та. морфологии животных, т. 10. М., Изд-во АН СССР, 1954.

«Вопросы репаративной и физиологической регенерации». М., Медгиз, 1960.

Воронцова М. А. Восстановление утраченных органов у животных и человека. М., Изд-во «Сов. наука», 1953.

Воронцова М. А. и Лиознер Л. Д. Физиологическая регенерация. М., Изд-во «Сов. наука», 1955.

Воронцова М. А. и Лиознер Л. Д. Бесполое размножение и регенерация. М., Изд-во «Сов. наука», 1957.

«Восстановительные и компенсаторные процессы при лучевой болезни». Л., Медгиз, 1959.

«Гистогенез и реактивность тканей». Л., Изд-во Ленингр. сан.-гигиен. мед. ин-та, 1958.

«Радиоактивные индикаторы в гистологии». Под ред. Л. Н. Жинкина. Л., Изд-во ИЭМ, 1959.

«Реактивность и пластичность тканей». Сб. работ. Л. Изд-во Ленингр. сан.-гигиен. мед. ин-та, 1953.

«Регенерация органов у млекопитающих». Под ред. Л. Д. Лиознера. М., Медгиз, 1960.

Студитский А. Н. и Стриганова А. Р. Восстановительные процессы в скелетной мускулатуре. М., Изд-во АН СССР, 1951.

Студитский А. Н. Экспериментальная хирургия мышц. М., Изд-во АН СССР, 1960.

Токин Б. П. Регенерация и соматический эмбриогенез. Л., Изд-во Ленингр. гос. ун-та, 1959.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Лев Давидович Лиознер

Восстановление утраченных органов

Утверждено к печати

Редколлегией научно-популярной литературы
Академии наук СССР
Редактор Издательства *В. М. Вяземцева*
Технический редактор *Ю. В. Рылина*
Художник *С. И. Сергеев*

Корректор *Т. Б. Мильштейн*

РИСО АН СССР № 28—123 В Сдано в набор 2/IV1962 г.
Подписано к печати 19/VI 1962 г. Формат 84×108¹/₃₂.
Печ. л. 4,5. Усл. печ. л. 7,38. Уч. изд. л. 7,1
Тираж 25000 экз. Т-06350. Изд. № 606. Тип. зак. № 516.

Цена 21 *коп.*

Издательство Академии наук СССР.
Москва, Б-62, Подсосенский пер., 21

2-я типография Издательства.
Москва, Г-99, Шубинский пер., 10

ОПЕЧАТКИ

Стр.	Строка	Напечатано	Должно быть
29	4 св.	опособность	способность
122	14 сн.	вод, однако, неправилен: так	вод, что яичник, почка и другие
130	8 сн.	печения	печени

21 коп.

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР